

Morphologische Untersuchungen
an den Gonaden der wichtigsten Fischarten
im Königssee

Dorothea Meder

Diss. München
1904



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554009_0079

Aus dem Institut für Zoologie und Hydrobiologie
der Tierärztlichen Fakultät der Universität München

Vorstände: Prof. Dr. M. Ruf und Prof. Dr.Dr.habil.R. Hoffmann
Arbeit angefertigt unter Leitung von Prof.Dr.Dr.habil.R. Hoffmann

Morphologische Untersuchungen an den Gonaden
der wichtigsten Fischarten im Königssee*

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der tiermedizinischen Doktorwürde
der Tierärztlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians Universität München

von
Dorothea Meder
aus
München

* Mit Unterstützung der Nationalparkverwaltung Berchtesgaden

Gedruckt mit Genehmigung der Tierärztlichen Fakultät
der Universität München

Dekan: Prof. Dr. W. Leidl

Referent: Prof. Dr. Dr. habil. R. Hoffmann

Korreferent: Prof. Dr. H.-G. Liebich

Tag der Promotion: 24. Februar 1984

1. Teil

2. Teil

1. Teil

2. Teil

3. Teil

4. Teil

5. Teil

6. Teil

7. Teil

8. Teil

9. Teil

10. Teil

11. Teil

12. Teil

Meinen lieben Eltern

13. Teil

14. Teil

15. Teil

16. Teil

3. Teil

1. Teil

2. Teil

3. Teil

4. Teil

5. Teil

6. Teil

7. Teil

8. Teil

9. Teil

10. Teil

11. Teil

12. Teil

13. Teil

14. Teil

15. Teil

16. Teil

17. Teil

18. Teil

Inhaltsverzeichnis

	Seite
A. Einleitung	7
B. Literaturübersicht	8
I. Der Königssee	8
II. Die Fische im Königssee	9
1. Systematik	9
2. Vorkommen und wirtschaftliche Bedeutung	10
3. Fortpflanzung	12
III. Die Morphologie der Teleosteergonaden	15
1. Allgemeiner Aufbau	15
a. männliche Tiere	16
b. weibliche Tiere	18
2. Herkunft der Keimzellen	19
a. männliche Tiere	19
b. weibliche Tiere	21
3. Jahreszyklische Veränderungen an den Gonaden	21
3.1. Makroskopische Befunde	21
3.2. Mikroskopische Befunde	23
a. männliche Tiere	23
b. weibliche Tiere	27
C. Eigene Untersuchungen	33
I. Material und Methoden	33
II. Ergebnisse	35
1. Seesaibling	35
1.1. Fische	35
1.2. Gonaden	35
1.2.1. Meßwerte	35
a. männliche Tiere	35
b. weibliche Tiere	36
1.2.2. Makroskopisches Aussehen	38
a. männliche Tiere	38
b. weibliche Tiere	38
1.2.3. Mikroskopische Untersuchung	39
a. männliche Tiere	39
b. weibliche Tiere	43
2. Renke	46
2.1. Fische	46
2.2. Gonaden	46
2.2.1. Meßwerte	46

	Seite
a. männliche Tiere	46
b. weibliche Tiere	46
2.2.2. Makroskopisches Aussehen	48
a. männliche Tiere	48
b. weibliche Tiere	49
2.2.3. Mikroskopische Untersuchung	49
a. männliche Tiere	49
b. weibliche Tiere	52
3. Hecht	54
3.1. Fische	54
3.2. Gonaden	54
3.2.1. Meßwerte	54
a. männliche Tiere	54
b. weibliche Tiere	54
3.2.2. Makroskopisches Aussehen	56
a. männliche Tiere	56
b. weibliche Tiere	56
3.2.3. Mikroskopische Untersuchung	57
a. männliche Tiere	57
b. weibliche Tiere	59
4. Elritze	61
4.1. Fische	61
4.2. Gonaden	61
4.2.1. Meßwerte	61
a. männliche Tiere	61
b. weibliche Tiere	62
4.2.2. Makroskopisches Aussehen	63
a. männliche Tiere	63
b. weibliche Tiere	63
4.2.3. Mikroskopische Untersuchung	63
a. männliche Tiere	63
b. weibliche Tiere	65
5. Barsch	68
5.1. Fische	68
5.2. Gonaden	68
5.2.1. Meßwerte	68
a. männliche Tiere	68
b. weibliche Tiere	69
5.2.2. Makroskopisches Aussehen	70
a. männliche Tiere	70

	Seite
b. weibliche Tiere	70
5.2.3. Mikroskopische Untersuchung	72
a. männliche Tiere	72
b. weibliche Tiere	74
6. Rutte	78
6.1. Fische	78
6.2. Gonaden	78
6.2.1. Meßwerte	78
a. männliche Tiere	78
b. weibliche Tiere	79
6.2.2. Makroskopisches Aussehen	80
a. männliche Tiere	80
b. weibliche Tiere	80
6.2.3. Mikroskopische Untersuchung	81
a. männliche Tiere	81
b. weibliche Tiere	83
III. Abbildungen	86
D. Besprechung der Ergebnisse und Diskussion	92
I. Makroskopisches Aussehen der Gonaden	92
II. Mikroskopische Untersuchung der Gonaden	94
1. Gonadenaufbau	94
a. männliche Tiere	94
b. weibliche Tiere	94
2. Jahreszyklische Veränderungen und Speziesbesonderheiten	95
2.1. Seesaibling	96
2.2. Renke	96
2.3. Hecht	97
2.4. Elritze	97
2.5. Barsch	98
2.6. Rutte	98
3. Ursprung und Schicksal der Keimzellen	99
a. männliche Tiere	99
b. weibliche Tiere	100
4. Pathologische Befunde	100
a. männliche Tiere	100
b. weibliche Tiere	101
5. Schlußbemerkung	101
E. Zusammenfassung	103
F. Summary	104
G. Literaturverzeichnis	105

A. Einleitung

Die Fische der gemäßigten und kalten Regionen zeigen einen deutlichen saisonalen Sexualzyklus. Dieser wird von verschiedenen Gegebenheiten des Biotops wie Licht, Temperatur und Nahrungsangebot sowie von genetischen Faktoren beeinflusst.

Im Rahmen der Untersuchungen an Fischen des Königssees wurde anhand makroskopischer und histologischer Parameter die Morphologie der Gonaden bei den sechs Hauptfischarten Seesaibling, *Salvelinus alpinus* L., Renke, *Coregonus makrophthalmus* (Nüsslin, 1882), Hecht, *Esox lucius* L., Elritze, *Phoxinus phoxinus* L., Barsch, *Perca fluviatilis* L. und Rutte, *Lota lota* L. im Laufe des Jahres dokumentiert. Für einige Arten liegen dabei Erstbeschreibungen vor, für andere werden in der Literatur auftretende Widersprüche geklärt.

B. Literaturübersicht

I. Der Königssee

Der Königssee ist ein Gebirgssee im Südosten von Bayern, 5 km südlich von Berchtesgaden, in der Nähe der österreichischen Grenze. Er liegt fjordähnlich tief eingeschnitten zwischen den steilabfallenden Berghängen von Watzmann und Jenner im Nationalpark Berchtesgaden. Den wesentlichen Zufluß erhält der Königssee vom Schrainbach und vom Obersee. Die beiden Seen sind nach dem Rückzug des Watzmanngletschers entstanden, sie sind durch Moränen und spätere Bergeinstürze getrennt. Den Abfluß des Königssees stellt die Königsseer Ache dar, deren Wasser über Berchtesgadener Ache und Salzach in den Inn fließt. Der Königssee existiert seit etwa 10000 Jahren, sein Becken ist jedoch schon vor Beginn der Eiszeiten entstanden, wahrscheinlich vor etwa 140 Millionen Jahren (SIEBECK, 1982).

Der Königssee liegt auf 603 m über NN, ist 7,7 km lang, hat eine maximale Breite von 1,2 km und eine mittlere Tiefe von 98 m (maximal 190 m), womit er zu den tiefsten Seen Mitteleuropas gehört. Er hat sehr klares, kaltes Wasser - in den Jahren 1978-1980 betrug die Oberflächentemperatur im Monatsmittel maximal 16°C, in 6 m Tiefe bereits weniger als 10°C. Der See unterliegt aufgrund seiner Lage kaum Windeinflüssen, so daß nur ein geringer Wärmetransport in die Tiefe stattfindet. In einer Wassertiefe von 75-100 m ist eine Temperaturinversion zu beobachten, d.h. es ist am Grund wieder (geringfügig) wärmer als in den mittleren Schichten. Es findet im Gegensatz zu anderen Seen weder im Frühjahr noch im Herbst ein vollständiger Wasser- und damit Temperatúrausgleich statt.

Die Ufer sind mit Ausnahme einer Alm sowie der am Seeausfluß gelegenen Ortschaft Königssee und des auf einer Halbinsel gelegenen Wallfahrtsortes St.Bartholomä nicht besiedelt, es führen auch keine Straßen entlang. Aufgrund seiner landschaftlich reizvollen Lage ist der See ein beliebtes Touristenziel. Die Personenbeförderung erfolgt mit Elektrobooten.



II. Im Königssee vorkommende Fischarten

1. Systematik

Einer Studie über den Nationalpark Berchtesgaden von 1982 zufolge kommen im Königssee folgende Fische vor (SIEBECK, 1982):

Salmonidae

Salvelinus alpinus salvelinus (L.1758)	Seesaibling
Salmo trutta forma fario L.	Bachforelle*
Salmo trutta forma lacustris L.	Seeforelle*
Salvelinus fontinalis (Mitchill 1815)	Bachsaibling
Coregonus makrophthalmus	Renke
Coregonus albula	kleine Maräne*

Esocidae

Esox lucius L.	Hecht
----------------	-------

Cottidae

Cottus gobio L.	Mühlkoppe
-----------------	-----------

Percidae

Perca fluviatilis L.	Flußbarsch
----------------------	------------

Cyprinidae

Abramis brama L.	Brachsen*
Phoxinus phoxinus L.	Elritze
Squalius cephalus L.	Aitel*

Anguillidae

Anguilla anguilla L.	Aal*
----------------------	------

Gadidae

Lota lota L.	Rutte
--------------	-------

Die mit * bezeichneten Fische sind selten im Königssee.

Die Zuordnung der Coregonen zur Familie der Salmoniden ist umstritten, LADIGES & VOGT (1965) beschreiben sie als eigene Familie. Auch die Einteilung der Coregoniden innerhalb der Familie ist ein bis heute nicht restlos geklärtes Problem. Nach LADIGES & VOGT (1965) wäre Coregonus makrophthalmus (Nüsslin, 1882) gleichzusetzen mit Coregonus oxyrhynchus (Linné 1758).

Alle genannten Fische gehören der Klasse Pisces, Unterklasse Teleostei (Knochenfische) an. Salmoniden und Esociden werden zur Ordnung der Clupeiformes gerechnet, Percidae und Cottidae zur Ordnung Perciiformes, Cypriniden, Anguilliden und Gadiden gehören entsprechend zu den Ordnungen Cypriniformes, Anguilliformes bzw. Gadiformes (BERG, 1958).

2. Vorkommen und wirtschaftliche Bedeutung

Der Seesaibling (*Salvelinus alpinus salvelinus* Linné 1758) kommt im Königssee überwiegend in einer Zwergform (sog. Schwarzreuter) vor, nur gelegentlich werden größere Exemplare (sog. Wildfangsaiblinge) gefangen. Nach LADIGES & VOGT (1965) ist der Seesaibling vor allem im Stromgebiet der oberen Donau sowie in den südbayrischen und österreichischen Alpen verbreitet. In Seen lebt er in großen Tiefen. Er ist verwandt mit dem anadromen Wandersaibling *Salvelinus alpinus* L. der nördlichen Eismeerregion Europas, Asiens und Nordamerikas und zahlreicher Formen in Seen.

Der Seesaibling ist ein wichtiger Nutzfisch und sehr geschätzter Speisefisch.

Der Bachsaibling stammt ursprünglich aus dem östlichen Nordamerika, er wurde versuchsweise im Alpengebiet ausgesetzt (LADIGES & VOGT, 1965). In seiner Heimat hat er eine große Bedeutung als Nutz- und Zuchtfisch, im Königssee spielt er eine vergleichsweise geringe Rolle.

Die Bachforelle wie die Seeforelle, beides geschätzte Speisefische, kommen im Königssee nur selten vor, weshalb sie hier nur am Rande erwähnt seien. Es handelt sich um in Europa verbreitete, jedoch nur in kühlen, sauberen Gewässern anzutreffende Fischarten (LADIGES & VOGT, 1965).

Gemäß der Projektstudie von SIEBECK (1982) handelt es sich bei der Renke im Königssee vor allem um *Coregonus makrophthalmus*, den Gangfisch, seltener um *Coregonus albula*, die kleine Maräne. Verwandte Arten sind über das Alpengebiet, Skandinavien, die britischen Inseln, Osteuropa und Alaska verbreitet (LADIGES & VOGT, 1965). Die Renke ist der Brotfisch der bayrischen Seenfischerei sowie im Bo-

densee. Im Königssee kam sie zunächst nicht vor, sie wurde erstmals 1940 eingesetzt (SIEBECK, 1982). Nach REICHENBACH-KLINKE (1969) ist die Einbürgerung der Renke in den Königssee in fischereiwirtschaftlicher Hinsicht als voller Erfolg zu werten.

Von den Cypriniden hat im Königssee, einem ausgesprochen oligotrophen Gewässer, zahlenmäßig nur die Elritze (*Phoxinus phoxinus*) eine gewisse Bedeutung. Sie lebt als Schwarmfisch, ihre Verbreitung reicht von Nordspanien und Großbritannien bis zum Amur (LADIGES & VOGT, 1965). Als Speisefisch hat sie aufgrund ihrer geringen Größe nur regionale Bedeutung, doch ist sie ein beliebter Aquarien- bzw. Köderfisch für Sportangler.

Vereinzelte werden im Königssee auch Aale gefangen. Ursprünglich kommt diese katadrome Fischart nur in Atlantikzuflüssen vor, in denen einzelne Exemplare oft weit aufsteigen. In Südbayern sind die Aale deshalb nicht heimisch, sie werden jedoch z.T. ausgesetzt (SCHINDLER, 1968). Möglicherweise wurden sie auch in den Königssee eingesetzt, doch könnten sie auch über die Königsseer Ache aufgestiegen sein.

Relativ größere Bedeutung haben im Königssee die Hechte. *Esox lucius* ist in Europa weit verbreitet. Er ist ein wichtiger Nutz- und Zuchtfisch sowie ein beliebtes Ziel der Sportangler. Im Königssee ist der Hecht neben Seeforelle und Wildfangsaibling, die zahlenmäßig unbedeutend sind, der einzige große Raubfisch (SIEBECK, 1982).

Ein häufiger Fisch im Königssee ist der Flußbarsch (*Perca fluviatilis*), der in ganz Europa (mit Ausnahme der südlichsten Teile) und der UdSSR verbreitet ist und z.T. auch im Brackwasser angetroffen wird. Als Speisefisch ist er stellenweise recht geschätzt.

Die Mühlkoppe, ein häufig im Königssee vorkommender Grundfisch, wird nur selten gefangen; sie hat keine wirtschaftliche Bedeutung.

Schließlich kommt als weiterer Grundfisch noch die Rutte, einziger Süßwasservertreter der Dorschartigen, im Königssee vor. Sie ist nach LADIGES & VOGT (1965) in Europa, Nordamerika und der UdSSR verbreitet und vor allem in Nord- und Osteuropa von Bedeutung. Sie ist ein beliebter Speisefisch, nicht zuletzt ihrer Leber wegen.

Von den genannten Arten sind Seesaibling, Seeforelle, Barsch, Elritze und Rutte autochthon, während der 1884 nach Europa eingeführte Bachsaibling (SIEBECK, 1982) und die Coregonen (im Jahre 1940) (SIEBECK, 1982) in den Königssee eingesetzt wurden. Vom Hecht ist nicht sicher bekannt, ob er autochthon ist; er kommt zumindest seit 1854 im See vor (v.SIEBOLD, 1854).

Unter den im Königssee vorkommenden Fischarten befinden sich mehrere durch Gewässerverschmutzung, Eutrophierung und Uferverbauung in ihrem Bestand gefährdete Arten. BLESS (1978) führt - in Anlehnung an die "Rote Liste" - Mühlkoppe, Rutte, Elritze und Seesaibling unter den in der BRD stark gefährdeten Fischen auf, die Seeforelle unter den gefährdeten. Coregonen und Bachforelle sind potentiell gefährdet. Die betroffenen Arten finden im Königssee noch einen idealen natürlichen Lebensraum.

3. Fortpflanzung

Die Fortpflanzung der Fische erfolgt teils zyklisch, teils asaisonal. Demzufolge unterscheiden GURAYA et al.(1975) vier Typen von Laichperioden:

- einmal im Jahr mit kurzer Dauer
- einmal im Jahr mit langer Dauer
- mehr als einmal im Jahr
- das ganze Jahr über intermittierend

Die letzteren zwei Typen finden sich vor allem bei Fischen in tropischen Gewässern; in unseren gemäßigten Zonen haben die meisten Fische dagegen nur eine relativ kurze, jahreszeitlich fixierte Laichzeit. Dies trifft auch für alle im Königssee vorkommenden Fische mit Ausnahme des Aals zu. Für die einzelnen Spezies liegen nur z.T. verwertbare Beschreibungen vor.

Der Seesaibling ist ein Winterlaicher. FABRICIUS (1953) und FABRICIUS und GUSTAFSON (1954) geben seine Laichzeit für Schweden mit September/Oktober bis Dezember/Januar an. Sie beschreiben detailliert sein Laichverhalten aufgrund von Aquariumsbeobachtungen. Das Weibchen gräbt durch Schläge mit dem Schwanz eine Grube in kiesigen oder san-

digen Boden. Es wird von einem Männchen heftig umworben, andere Bewerber werden vertrieben. Es kommt zur mehrmaligen Paarung in Abständen von 2-5 min über dem "Nest", dann stellt das Weibchen eine neue Grube her, weitere Laichakte folgen. Sobald das Weibchen vollständig abgelaicht hat (im Durchschnitt nach 23 Std.), sucht sich das Männchen einen neuen Partner. Nach der obengenannten Einteilung ist der Seesaibling zur ersten Gruppe zu rechnen, da die Laichzeit für einzelne Individuen kurz ist. Der Bachsaibling laicht regional verschieden in den Monaten Oktober bis März (LADIGES & VOGT, 1965).

Auch die Renken laichen im Winter, nach LADIGES & VOGT (1965) im November und Dezember. FABRICIUS und LINDROTH (1954) und LINDROTH (1957) beobachteten *Coregonus lavaretus* (Blaufelchen) und *Coregonus nasus* (Sandfelchen) im Aquarium sowie unter natürlichen Bedingungen beim Laichgeschäft. In Abständen von einigen Minuten werden mit oft wechselndem Partner jeweils zwischen 50 und 300 Eier an der Gewässer Oberfläche abgegeben. Auch homosexuelle Kontakte kommen vor. Die Eier sinken, sofern sie nicht gleich von anderen Renken gefressen werden, durch eine Spermienvolke auf den steinigen Boden. Auf den Laichgründen werden mehr männliche als weibliche Exemplare gefangen, während das Geschlechterverhältnis sonst 50:50 ist. FULLER et al. (1976) vermuten, daß die Männchen im Schwarm auf den Laichgründen warten, während die Weibchen nur einzeln dorthin schwimmen, sobald sie laichbereit sind, und sich nach dem Ablassen wieder entfernen. Die Mindestgröße für laichreife Tiere scheint bei 26-28 cm zu liegen (LINDROTH, 1957).

Elritzen laichen nach LADIGES & VOGT (1965) in den Monaten April bis Juni auf kiesigem Untergrund. PAPADOPOL & WEINBERGER (1975) beobachten dagegen laichende Tiere je nach Höhenlage zwischen Mitte Mai und Ende Juli bzw. Anfang Juni und Mitte August. TACK (1940) berichtet sogar von einer Laichperiode von Ende März bis Mitte Oktober. Nach PAPADOPOL & WEINBERGER (1975) erfolgt die Eiablage in 4-5 Schüben mit jeweils ca. 14tägigen Pausen dazwischen, während derer weitere Eier ausreifen. Elritzen würden damit dem 2. Typ nach GURAYA et al. (1975) angehören, FROST (1943) ist dagegen der Ansicht, daß die Weibchen alle Eier auf einmal ablegen.

Während der Laichzeit sind die Geschlechter annähernd gleich verteilt, außerhalb derselben finden sich deutlich mehr - bis zu etwa

80% - Weibchen (PAPADOPOUL & WEINEERGER, 1975). BULLOUGH (1940) findet Anzeichen für eine Geschlechtsumwandlung von älteren Weibchen in Männchen; diese bleiben jedoch genetisch weiblich und so würden es alle ihre Nachkommen auch, was mit eine Ursache für das Überwiegen der Weibchen sein könnte. Laichreif sind Tiere ab etwa 4 cm Körperlänge (FROST, 1943).

LADIGES & VOGT (1965) geben die Laichzeit des Hechtes mit Februar bis April, HOFFMANN et al. (1980) mit März bis Mai an. Bevorzugte Laichgründe sind flache, dicht bewachsene Gewässerstellen und überschwemmte Wiesen. Die Eier werden in mehreren Schüben, durch kurze Pausen unterbrochen, abgelegt. Bei Kontakt mit dem Wasser werden die Eischalen klebrig, so daß sie an Pflanzenteilen hängenbleiben (FABRICIUS und GUSTAFSON, 1958).

Der Barsch laicht nach LADIGES & VOGT (1965) im März oder April ab. TREASURER (1981) beschreibt, daß das Weibchen in Begleitung mehrerer Männchen ruhelos umherschwimmt. Plötzlich beschleunigt es und schwimmt auf einer spiralförmigen Bahn um Pflanzen oder sonstige Gegenstände; dabei werden die Eier zusammenhängend in gallertigen Schnüren (sog. Laichband) abgegeben. Einige Männchen folgen dem Weibchen dicht und sondern Samenflüssigkeit über dem Laichband ab, das unter Wassereinwirkung klebrig wird und an den umkreisten Gegenständen haften bleibt. Der Laichvorgang dauert nur wenige Sekunden. THOMOPOULOS (1953) berichtet, daß isoliert gehaltene Barschweibchen auch ohne die Anwesenheit eines Männchens ablaichen können.

Für die Putte variieren die Angaben zur Laichzeit leicht zwischen November bis März (LADIGES & VOGT, 1965) und Januar bis März (FABRICIUS, 1954). Letzterer beobachtet das Paarungsverhalten von Putten im Aquarium; es entspricht dem der marinen Gadidae. Das Männchen schwimmt unter das Weibchen, durch eine plötzliche Drehung kommen sie Bauch an Bauch zu liegen, woraufhin der Laichakt erfolgt. Durch Schwanzschläge wirbelt das Weibchen Eier und Sperma durcheinander. Nach jeweils 5- bis 20-minütigen Pausen kommt es zu weiteren Paarungen; danach scheint das Weibchen vollständig abgelaicht zu sein. Im Gegensatz zu den Eiern anderer Gadidae, die Öltropfen enthalten, schweben die Eier der Putten nicht, doch sind sie leicht aufzuwirbeln.

Der Eintritt der Laichzeit kann bei vielen Fischarten durch äußere Faktoren beeinflusst werden. GUPTA (1975) und THOMOPOULOS (1953) beobachten beim Karpfen bzw. Barsch einen Zusammenhang zwischen Laicheintritt und Wassertemperatur. BULLOUGH (1939) und HENDERSON (1963) finden bei Elritze und Bachsaibling eine Abhängigkeit der Gonadenentwicklung von Temperatur und Tageslichtlänge. GURAYA et al. (1975) nennen als weitere Faktoren, die auf den Laicheintritt einwirken können, das Vorhandensein geeigneter Laichplätze, Änderungen im Salzgehalt des Wassers und bei tropischen Fischen den Beginn der Regenzeit und dadurch bedingte Überschwemmungen. GURAYA et al. (1975) vermuten, daß die genannten äußeren ("exterozeptiven") Faktoren über innere, endokrine ("interozeptive") Faktoren den Beginn der Laichzeit auslösen oder verhindern.

III. Die Morphologie der Fischgonaden

Die Besprechung der Literatur über die Gonaden der Fische(Pisces) soll auf die Arbeiten beschränkt werden, die sich mit der Unterklasse Teleostei (Knochenfische) beschäftigen. Sofern nicht ausdrücklich anders erwähnt, wird die Bezeichnung "Fische" im folgenden im Sinne von Teleostei verwendet.

1. Allgemeiner Aufbau

Die Gonaden der Fische sind zunächst bei beiden Geschlechtern paarig angelegt; doch können sie bei einzelnen Arten im Laufe der Embryonalentwicklung miteinander verschmelzen, z.B. bei den Weibchen vom Barsch(*Perca fluviatilis*), der Aalmutter (*Coarces viviparus*), dem Bitterling (*Rhodeus amarus*) u.a. (JUNGENSEN, 1889), oder einseitig verkümmern, z.B. beim Nilhecht (*Mormyrus kannume* Forsk) (SCOTT, 1974) bei beiden Geschlechtern. Nach TREASURER & HOLLIDAY (1981) ist der Aufbau aus zwei Anteilen beim juvenilen Barschweibchen noch gut zu erkennen.

a. männliche Tiere

Bei der Elritze (BULLOUGH, 1939), der Regenbogenforelle (RODONI, 1969), dem Bachsaibling (HENDERSON, 1962) und dem Hecht (HOFFMANN et al., 1980) sind die Hoden langgestreckte Gebilde von ovalem bis sichelförmigem Querschnitt. Nach HARDER (1964) trifft das auch für andere Fische zu. Beim Barsch (TURNER, 1919) und Karpfen (KÖPPL, 1955) können die Hoden in unterschiedlichem Grad gelappt sein. In der Regel sind rechter und linker Hoden annähernd gleich groß und in ganzer Länge voneinander getrennt, sie können jedoch auch am kaudalen Ende verwachsen sein (z.B. beim Barsch, TURNER, 1919, und Karpfen, KÖPPL, 1955).

Die Hoden liegen dorsal in der Leibeshöhle, direkt ventral (z.B. bei der Elritze, BULLOUGH, 1939) oder ventrolateral (z.B. beim Hecht, HOFFMANN et al., 1980) der Schwimmblase, soweit vorhanden. Sie haben eine Bindegewebskapsel und einen Peritonealüberzug, der sich in Form eines kurzen Mesorchiums fortsetzt. Dieses ist an der dorsalen Leibeshöhlenwand befestigt, in ihm verlaufen Blutgefäße. Kaudal verschmolzene Hodenpartien sind am Mesenterium des Enddarms angeheftet (HARDER, 1964).

Nach BROCK (1878) können aufgrund des histologischen Aufbaus 2 Hodentypen unterschieden werden:

- der radiäre, besonders bei Perciden,
- der azinöse bei Cypriniden, Salmoniden und Esociden.

Beim radiären Typ sind die Hodenkanälchen (Tubuli) regelmäßig angeordnet. TURNER (1919) beschreibt bei *Perca flavescens* ein dem Mediastinum höherer Wirbeltiere vergleichbares Bindegewebsystem, das den Hoden von einem ventral gelegenen Strang aus fächerartig in Läppchen teilt. Innerhalb dieser Lobuli sind die Keimzellen in Zysten angeordnet.

Beim azinösen Typ sind zahlreiche Tubuli miteinander verknäult, dadurch ergibt sich im Querschnitt ein unregelmäßiges Verteilungsbild (HARDER, 1964). Nach KRAUSE (1929) gehen beim Hecht von der Bindegewebskapsel aus Septen ins Innere des Organs, wodurch ein System von verschiedenen großen Hohlräumen oder Läppchen entsteht. Diese Hohlräume sind mit Spermatogonien ausgekleidet. Die Wände der Tubuli werden von "Bindegewebszellen" gebildet (LOFTS & MAR-

SHALL, 1957, HENDERSON, 1962). LOFTS & MARSHALL (1957) nennen sie "lobule boundary cells"; sie werden beim Hecht im Laufe des Jahres modifiziert: Durch Anhäufung von Cholesterol-positiven Lipiden nehmen sie vor der Laichzeit ein drüsenähnliches Aussehen an. LOFTS & MARSHALL (1957) halten sie für Homologe der beim Säugetier im Interstitium gelegenen Leydigischen Zellen.

HENDERSON (1962) sieht beim Bachsaibling ebenfalls Größenveränderungen und Vakuolenbildung in den "boundary cells", mißt ihnen jedoch keine besondere Bedeutung bei.

KULAEV (1927) beschreibt beim Barsch epithelartige, vesikulöse Zellen in der Läppchenperipherie als Sertolizellen. Sie phagozytieren nach der Laichzeit zurückgebliebene Spermien; anschließend wandeln sie sich in Bindegewebszellen um. GRESIK et al. (1973) berichten beim Japankärpfling (*Oryzias latipes*) von einem "cyst epithelium" als möglichem Äquivalent der Sertolizellen der Säugetiere. HOFFMANN et al. (1980) beobachten beim Hecht ebenfalls Sertolizellen, eventuell handelt es sich dabei um die von LOFTS & MARSHALL (1957) als Leydigzellen angesprochenen Zellen.

RUBY & McMILLAN (1975) beschreiben in der Läppchenperipherie liegende "companion cells", die durch Ausbuchtung ihrer Zellmembran die Zysten bilden, in denen die Keimzellen heranreifen. Die "Companionzelle" soll gemäß elektronenmikroskopischer Untersuchungen nutritive und phagozytierende Eigenschaften haben und wird ebenfalls als Sertolizellhomolog bezeichnet.

Der Abtransport der in den Hodenläppchen gebildeten Spermien erfolgt über ein Ausführungsgangsystem. HENDERSON (1962) und RODONI (1969) beschreiben, daß die Lumina der Läppchen in Gänge münden; diese führen zu einem entlang der Gonade am Ansatz des Mesorchiums verlaufenden Hauptgang, der sich in den Ductus deferens fortsetzt. BULLOUGH (1939) beobachtet bei der Elritze eine Konvergenz der Läppchen zum dorsal gelegenen Vas deferens.

Bei *Schizothorax richardsonii* (BISHT, 1974) ist der kaudale Abschnitt des Hodens steril und dient nur dem Sammeln und Ableiten der Spermien.

BROCK (1878) beschreibt das Vas deferens der meisten Fische als Lacunensystem. Nach HARDER (1964) ist der Samenleiter bei Fischen

glattwandig oder spongiös, das Epithel ist nicht sezernierend. RODONI (1969) beobachtet dagegen bei der Regenbogenforelle und WONDRAK (1975) beim Hecht ein sekretorisches Epithel im Ductus deferens. Häufig verbinden sich die Ausführungsgänge der beiden Seiten, z.B. bei der Elritze (BULLOUGH, 1939), Regenbogenforelle (RODONI, 1969), dem Bachsaibling (HENDERSON, 1962) und Hecht (WONDRAK, 1975) und münden entweder selbständig zwischen Anus und Harnröhrenöffnung, an der Harnröhrenöffnung oder in die Harnröhre hinein (JUNGERSEN, 1889). Nach HARDER (1964) ist bei Lota l. auch eine Mündung im Anus möglich. BULLOUGH (1939) beschreibt, daß bei der Elritze außerhalb der Laichzeit der Ductus deferens blind endet.

Akzessorische Geschlechtsdrüsen wie bei höheren Wirbeltieren kommen bei Fischen nur selten vor, HARDER (1964) erwähnt sie bei Blenniden, Gobiiden und Siluriden.

b. weibliche Tiere

JUNGERSEN (1889) schreibt, daß die Ovarien der meisten Knochenfische einen "vorne blind geschlossenen Sack" bilden, der sich nach hinten in einen meist kurzen Ausführungsgang fortsetzt, sich mit dem der Gegenseite verbindet und dann, wie bei den männlichen Tieren beschrieben, zwischen Harnröhrenöffnung und After, in die Harnröhrenöffnung oder in die Harnröhre hinein mündet. Als Ausnahme spricht er die Salmoniden an, bei denen nur Andeutungen von Ausführungsgängen vorkommen; hier lösen sich reife Eier vom Ovar und gleiten in die Bauchhöhle; sie werden durch einen hinter dem Anus gelegenen Porus genitalis entleert.

HARDER (1964) beschreibt bei den Salmoniden und Coregonen einen Genitaltrichter zur Aufnahme der reifen Eier. Bei den Fischen mit richtigem Ovidukt unterscheidet er einen parovarialen, der durch Verwachsung zwischen Ovar und Coelomwand entsteht, und einen entovarialen, der durch Faltenbildung des Ovars selbst gebildet wird.

TREASURER & HOLLIDAY (1981) beschreiben beim Barsch einen entovarialen Eileiter. THOMOPOULOS (1953) findet dessen Mündung auf dem Genitalporus bis wenige Minuten vor dem Ablaichen durch eine Membran verschlossen.

HIBIYA (1982) unterscheidet 3 Typen von Eierstöcken bei Fischen. Am häufigsten ist der zystovariale. Hier ist das Ovar sackartig, bestehend aus einer Wand und einem Hohlraum. Von der Wand aus ragen zahlreiche Ovarlamellen ins Lumen. An ihnen findet die Oogenese statt, reife Eizellen fallen ins Lumen, das mit einem Ovidukt in Verbindung steht, der zum Genitalporus führt. Daneben existiert als 2. Form der semizystovariale Typ bei Salmoniden - hier ist das Ovar taschenartig, mit Öffnung zur Leibeshöhle hin, die Eier fallen in eine Art Grube, die sie zur Ausscheidungsöffnung bringt. Noch einfacher ist der Aufbau des Ovars beim 3. Typ, z.B. beim Aal. Hier hängt das Ovar vorhangähnlich in die Leibeshöhle; reife Eier fallen in diese und werden ausgeschieden.

Der Aufbau aus einer Umhüllung (Tunica albuginea und Peritoneum), von der aus eitragende Lamellen oder Falten ausgehen, wird von vielen Autoren bestätigt (GUPTA, 1975, GURAYA et al., 1975, AL-DAHAM & BHATTI, 1979, VAN DE HURK & PEUTE, 1979, TREASURER & HOLLI-DAY, 1981).

Nach BROCK (1878) können die Lamellen in Längs- oder Querrichtung angeordnet sein und entweder die ganze Oberfläche der Ovarhöhle auskleiden oder nur eine Seite. Bei einigen Fischarten (Perca, Silurus, Esox u.a.) enthält die Ovarwand auch in Längs- und Ringlagen angeordnete Muskulatur, die bei der Austreibung der Eier mitwirkt (HARDER, 1964).

Bei lebendgebärenden Fischen wachsen die Feten im Ovar heran (LAMBERT, 1970).

2. Herkunft der Keimzellen

a. männliche Tiere

HANN (1927) beschreibt bei der Groppe (*Cottus bairdii*) schon bei Embryonen von weniger als 2 mm Länge Vorläufer der Urkeimzellen: große, undifferenzierte Zellen entodermalen Ursprungs, die in die mesodermale Keimdrüsenanlage einwandern. Auch HARDER (1964) ist der Ansicht, daß die Geschlechtszellen "sich nicht einfach aus dem Epithel der Geschlechtsfalte, einer Abfaltung der Zoelomwand, die sich median der Nierenanlage bildet, entwickeln, sondern in diese

Lage sehr wahrscheinlich aus entodermalem Gewebe eingewandert sind". Aus den Urkeimzellen entwickeln sich Stammspermatogonien (MICHEL, 1972), die von einigen Autoren auch als primordiale Keimzellen (primary germ cells) bezeichnet werden (TURNER, 1919, BULLOUGH, 1939, LOFTS & MARSHALL, 1957, HENDERSON, 1962, RODONI, 1969). Sie bilden in ihrer Gesamtheit das "Keimepithel" der Hoden höherer Wirbeltiere, durch dessen Teilungen ständig weitere Spermatogonien gebildet werden.

Bei den Hodentubuli der Fische ist dagegen das Keimepithel zumindest in den Zwischenlaichzeiten nicht über den gesamten Umfang verteilt. Darüberhinaus wird von einigen Autoren sogar das Fehlen eigentlichen Keimepithels nach Abschluß des Laichens diskutiert (LOFTS & MARSHALL, 1957). Es haben sich zwei konträre Theorien über das Verhalten des Keimepithels bei Fischen entwickelt. Die erste, die Migrationstheorie, geht davon aus, daß nach jedem Fortpflanzungszyklus extratestikuläre Primärkeimzellen neu in den Hoden einwandern müssen. Diese von TURNER (1919) entwickelte Theorie beruht allerdings nur auf der Beobachtung eines einzelnen Barsches. Über den Pool der Keimzellen kann TURNER keine Angaben machen.

Die zweite Theorie ist dagegen in Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei höheren Vertebraten. Danach erfolgt einmal, während der frühen Ontogenese, eine Einwanderung der entodermalen Keimzellen in die mesodermale Gonadenanlage.

HANN (1927) beschreibt bei der Groppe (*Cottus bairdii*) Nester aus "schlafenden Keimzellen", die nicht die Spermatogenese durchlaufen, sondern sich erst nach dem Abilaichen zu teilen beginnen und dadurch die Grundlage für die Versorgung mit Spermatogonien im nächsten Jahr bilden. HENDERSON (1962) und HOFFMANN et al. (1980) finden beim Bachsaibling bzw. Hecht auch primäre Keimzellen während aller Phasen des Reproduktionszyklus. KULAEV (1928) sieht beim Barsch ebenfalls stets einige ruhende Spermatogonien, die erst im folgenden Jahr eine weitere Entwicklung durchlaufen. Er schließt zwar TURNER's Migrationstheorie nicht völlig aus, vermutet den Ursprung der neuen Zellgenerationen aber eher in den verbliebenen Spermatogonien. Daneben hält er eine Entstehung von Spermatogonien aus Zellen des Peritonealüberzugs des Hodens für möglich. LOFTS & MARSHALL (1957) beobachten beim Hecht keine ruhenden Keimzellen. Da-

gegen sehen sie nach der Laichzeit primäre Keimzellen im interlobulären Gewebe; sie können aber keine Angaben über deren Ursprung machen. RUEY & McMILLAN (1975) finden beim Stichling (*Culaea inconstans*) im Interstitium des Hodens ebenfalls Zellen, die sie für Spermatogonien halten. Durch Markierung mit Tritium-Thymidin verfolgen sie deren Wanderung in die Hodentubuli; ihre ursprüngliche Herkunft können sie aber auch nicht klären. Sie finden jedoch Hinweise auf einen Ursprung aus dem Blutgefäßstroma.

b. weibliche Tiere

Bei weiblichen Tieren herrscht mehr Übereinstimmung hinsichtlich des Ursprungs der Keimzellen; hier findet sich ein Keimepithel, das die Ovarlamellen permanent überzieht und für die ständige Versorgung mit Oogonien sorgt (AL-DAHAM & BHATTI, 1979). BULLOUGH (1939) hält daneben auch einen Ursprung aus Follikelzellhaufen für denkbar.

3. Jahreszyklische Veränderungen an den Gonaden

3.1. Makroskopische Befunde

Aussehen, Größe und Gewicht der Gonaden ändern sich bei männlichen wie weiblichen Tieren im Laufe des Jahres erheblich. Unreife Gonaden sind im allgemeinen blaß fleischfarbig und durchscheinend (GURAYA et al., 1975, GUPTA, 1975), reife Ovarien werden gelblich und opaque und schließlich tiefgelb, Hoden cremeweiß, durch vermehrte Vaskularisierung eventuell auch rosa.

Im unreifen Zustand oft nur faden- bis strohhalmstark, füllen die reifen Gonaden allen in der Bauchhöhle verfügbaren Raum aus. Häufig erreichen Hoden ihre maximale Größe früher im Jahr als Eierstöcke. So beträgt z.B. nach THOMOPOULOS (1953) die Länge des Ovars von *Perca* im November nur 1/10 der Gesamtkörperlänge, im April jedoch ein Viertel, die Hoden erreichen dagegen bereits im Dezember ihre größte Länge.

Besonders auffälligen Schwankungen unterliegt das Gonadengewicht. Es wird oft in Beziehung zum Körpergewicht angegeben, in Form des Gonadosomatischen Index (GSI):

$$\text{GSI} = \frac{\text{Gonadengewicht}}{\text{Körpergewicht}} \times 100$$

TREASURER & HOLLIDAY (1981) geben die GSI-Werte für Barsche aus zwei verschiedenen Seen folgendermaßen an: Männliche Tiere erreichen ein Maximum von 6,6 bzw. 7,1 im September; dann sinkt der GSI den Winter über leicht, mit Einsetzen der Laichzeit im Frühjahr dann stark ab, auf einen Tiefstwert von 0,2 im Juni und Juli. Höchstwerte für Weibchen liegen durchschnittlich bei 21,3 bzw. 24,3 direkt vor dem Ablaichen, um dann abrupt auf 0,6 im Juni zu fallen; es folgt ab August ein konstanter Anstieg bis zur nächsten Laichzeit (TREASURER & HOLLIDAY, 1981). Dies deckt sich mit den Angaben von MAYENNE (1927), der für Barschweibchen Extremwerte von 26,4 bzw. 0,78 angibt. LE CREN (1951) kommt zu leicht abweichenden Ergebnissen, er findet bei Barschmännchen die höchsten Werte mit 8 % des Körpergewichts im Oktober, diese bleiben auf konstantem Niveau bis zur Laichzeit, um dann auf 1-2% des Körpergewichts zurückzugehen. Für Weibchen liegt der minimale GSI bei 1 zwischen Juni und Juli, der maximale um 20 vor dem Ablaichen; direkt nach dem Ablaichen beträgt der GSI etwa 3.

TACK (1940) findet für weibliche Elritzen Höchstwerte von 19,9% des Körpergewichts im Mai, Tiefstwerte von 3% im August, für männliche 5,9% im Mai und 1,5% im Dezember. WONDRAK (1975) gibt nur für reife Hoden des Hechtes ein prozentuales Gewicht an; es liegt mit 1,4 relativ niedrig, allerdings beschreiben auch FULLER et al. (1976) bei *Coregonus lavaretus* für männliche Tiere Maximalwerte um 2% (von September bis Januar), gefolgt von einem graduellen Abfall auf 0,4% des Körpergewichts im Juni und Juli; von da an steigt der GSI wieder schnell an. Weibchen erreichen maximale Werte (16%) dagegen erst im Dezember; nach einem plötzlichen Sturz auf 1% bleibt der Wert dann ca. ein halbes Jahr anhaltend niedrig, um ab Juli wieder progressiv zu steigen. GURAYA et al. (1975) und GUPTA (1975) zeigen deutliche Zusammenhänge zwischen GSI und Oozytendurchmesser bei *Mystus tengara* und beim Karpfen.

3.2. Mikroskopische Befunde

a. Männliche Tiere

Im Gegensatz zu manchen viviparen Zahnkarpfen, wie dem Guppy (*Lebistes reticulatus*) und dem Schwertträger (*Xiphophorus helleri*), bei denen ganzjährig Spermien gebildet werden und somit meist alle Spermatogenesestadien auf einmal anzutreffen sind, wodurch die Hoden ein histologisch immer annähernd gleiches Bild liefern (VAUPEL, 1929), läuft bei Fischen mit nur einer Laichzeit pro Jahr ein deutlicher Zyklus in den Hoden ab; es lassen sich verschiedene Stadien unterscheiden.

Als einer der ersten beschreibt TURNER (1919) bei *Perca flavescens* zyklische Veränderungen. Nach der Laichzeit Ende April/Anfang Mai sieht er eine Phase der Proliferation und des Wachstums, die bis Anfang August dauert. Aus der Peripherie wandern primordiale Keimzellen ein und vermehren sich, so daß solide Zellstränge entstehen. Die Zellen nehmen an Größe zu, dann wandeln sie sich in die kleineren Spermatogonien um. Diese sind innerhalb der Tubuli in "Zysten" angeordnet, die unvollständig durch Bindegewebszüge getrennt sind und den weiteren Reifungsprozeß einheitlich durchlaufen. Zentral gelegene Zysten reifen schneller. Im September und Oktober sind alle Spermatogenesestadien nebeneinander zu sehen. Spermatiden werden bis in den Dezember hinein beobachtet, danach beherrschen die reifen Spermien das Bild bis zum Frühjahr, einzelne bleiben bis zum Sommer. Die Spermien in den ventral gelegenen Läppchen werden zuerst ausgetrieben. TURNER (1919) vermutet ein schubweises Ablai-chen.

KULAEV (1927) beobachtet bei *Perca fluviatilis* ab März eine Vermehrung der Spermatogonien, die durch die ganze Laichzeit (April) hindurch bis in den Juli anhält. Einzelne Spermatogonien in der Peripherie bleiben das ganze Jahr über unverändert liegen. Ab Juli treten Spermatozyten auf; sie entwickeln sich im Laufe des August und September weiter zu Spermien. Ab Oktober überwiegen die Spermien; aber noch im Januar sind Zysten in früheren Stadien der Spermatogenese anzutreffen. Die Spermien bleiben zunächst in Bündeln liegen; dadurch entsteht eine Figur, die einem Fallschirm ähnelt; dann verteilen sie sich gleichmäßig in den Läppchen. Bis zum März

ergeben sich keine weiteren Veränderungen. Im April beginnt die Laichzeit, sie endet im Mai. In der Regel werden nicht alle Spermien abgegeben.

BULLOUGH (1939) beschreibt bei der Elritze nach Laichzeit im Sommer eine Phase der Rekonstruktion. Er sieht Gruppen von primären Keimzellen (Stammspermatogonien) - große, rundlich bis ovale Zellen mit blassem Kern, der einen großen, exzentrisch gelegenen Nukleolus enthält -, die durch schwache Bindegewebszüge getrennt sind. Durch Teilung entstehen aus ihnen weitere Spermatogonien; diese haben jedoch einen kleineren, stärker anfärbbaren Kern und weniger Zytoplasma; die Zellgrenzen sind, wie auch bei allen Folgestadien, undeutlich. Die Spermatogonien sind in Zysten angeordnet, die durch Bindegewebe getrennt sind. Die Weiterteilung erfolgt rasch, zystenweise synchron. Die Läppchengrenzen sind undeutlich, der Hoden scheint aus Ketten von Zysten mit ventrodorsaler Orientierung aufgebaut zu sein. Die Multiplikation der Spermatogonien hält den Herbst über an; erst gegen Ende Oktober treten die ersten primären Spermatozyten auf. Sie haben wiederum kleinere, dafür stark anfärbbare Kerne, ähneln sonst jedoch den Spermatogonien. Im Winter ändert sich wenig, doch werden die Stammspermatogonien allmählich weniger, die primären Spermatozyten zahlreicher. Im Frühjahr stoppt die Produktion der Spermatogonien und primären Spermatozyten; letztere durchlaufen die erste Reifeteilung, es entstehen daraus Spermatozyten II. Diese treten bald in die 2. Reifeteilung ein; als Ergebnis derselben erscheinen Spermatiden. Nach kurzer Pause folgt die Transformation zu Samenzellen: Das Chromatin verlagert sich auf eine Kernseite und bildet eine schalenförmige Masse, durch Kontraktion derselben entsteht der Spermienkopf; ausserdem ist die Schwanzbildung erkennbar. Fertige Spermien wandern sofort ins Vas deferens, ein verästeltes Tubulussystem, dort werden sie gespeichert. Im Juni sind sowohl der Gang als auch der gesamte Hoden prall voll Spermien. Es finden sich zwar noch Spermatogonien; doch laufen keine Teilungen mehr ab.

RODONI (1969) beobachtet bei der Regenbogenforelle, noch während der Hoden voll Spermien ist, beginnende Proliferation von primären Keimzellen und die Entstehung von Spermatogoniennestern und zwar zunächst am kranialen Pol des Hodens. Mit fortschreitender Samen-

entleerung breitet sich dieser Prozeß nach kaudal aus. Die weitere Entwicklung ähnelt der bei Barsch und Elritze.

Mehrere Autoren teilen die Hodenentwicklung in verschiedene Phasen ein: HENDERSON (1962) unterscheidet beim Bachsaibling 6 Stadien:

1. Formation der Spermatogonien: Von Januar bis März erfolgt durch Teilung primordialer Keimzellen die Bildung von Spermatogonienzysten. Alle Spermatogonien in einer Zyste sind Teilungsprodukte einer Stammspermatogonie.
2. Langsame Spermatogenese: Ab Mitte März bis Ende Juni entstehen zunächst in der Nähe des Ausführungsgangs Spermatozyten, die Spermatogonienbildung hält an.
3. Schnelle Spermatogenese 1: Von Ende Juni bis August finden sich Keimzellen in allen Reifestadien; vor allem Spermatozyten I und II, jedoch auch Spermatiden und Spermien. In der Lappchenperipherie liegen nach wie vor "primary germ cells". Der Durchmesser der Lobuli steigt erheblich an.
4. Schnelle Spermatogenese 2: Von Anfang August bis Ende September treten gegenüber Phase 3 mehr reife Spermien auf, die Gänge füllen sich allmählich. Es findet weiterhin eine Formation von Spermatogonien statt.
5. Funktionelle Reifung: Zwischen September und Anfang November sind nur noch anfangs Zysten mit Spermatozyten und Spermatiden zu sehen, dann gibt es nur noch Spermien und primordiale Keimzellen.
6. Involution: Ab November bis Januar werden die Spermien ausgeschieden; es bleiben aber zum Teil größere Mengen zurück. Primordiale Keimzellen beginnen sich wieder zu teilen und Spermatogonien zu produzieren.

BISHT (1974) beschreibt bei *Schizothorax richardsonii* fünf verschiedene Stadien: Ruhe, langsame Spermatogenese, schnelle Spermatogenese, Laichzeit mit teilweiser Ausschüttung der Spermien, Entleerung. LOFTS & MARSHALL (1957) beobachten beim Hecht vier Stadien: eine Periode der Rehabilitation von Mai bis August, eine Periode der Reifung von September bis Dezember, eine Periode der Inaktivität von Januar bis März und eine Periode der Reproduktion im April.

HOFFMANN et al. (1980) beschreiben ebenfalls vier Phasen beim Hecht, sie teilen sie jedoch geringfügig anders ein: Vergleichbar ist das erste, das Ruhestadium von Juni bis August, in dem die Tubuli mit Spermatogonien ausgekleidet sind. Es folgt als zweites das Anbildungsstadium von September bis November. In diesem findet eine rege spermatogenetische Aktivität statt, wobei zentral gelegene Läppchen in der Entwicklung voraus sind; in ihren Lumina liegen überwiegend Spermien, während in Randbezirken frühere Teilungsstadien vorherrschen. Es schließt sich als drittes das Reifestadium an, das sich vom Dezember bis in den April erstreckt. Die Spermatogenese ist abgeschlossen, die Kanälchen sind voll Spermien; gelegentlich sind Spermatogonien zu sehen. Schließlich kommt als viertes und letztes das Ableichstadium von März bis Mai. Die Spermien liegen nur noch vereinzelt im Lumen. Pro Tubulusquerschnitt sind 2-3 Spermatogonien zu sehen.

FULLER et al.(1976) teilen die jahreszeitliche Entwicklung der Hoden von Coregonus lavaretus ähnlich ein wie HOFFMANN et al.(1980). Von März bis Juni beobachten sie nur Spermatogonien, ab Juli bis September sind Zysten in allen Spermatogenesestadien zu sehen, von Oktober bis Januar sind die Tubuli voll Spermien, dann nach der Laichzeit liegen nur noch einzelne Samenzellen im Lumen, die Tubuluswände sind verdickt.

Über das Schicksal der nach der Laichzeit in den Hodentubuli verbliebenen Spermien liegen verschiedene Beobachtungen vor. KULAEV (1927) beschreibt beim Barsch epithelartige, vesikulöse Zellen in der Läppchenperipherie, die die Spermien resorbieren. Die Ausbildung dieser blasigen Zellen und die Phagozytose beginnt, wie schon vorher die Spermatogenese, in der Peripherie der Läppchen und breitet sich dann zum Zentrum hin aus.

HENDERSON (1962) beobachtet beim Bachsaibling, daß, abgesehen von Restspermien in fast allen Tubuli und dem Ausführungsgangsystem, gelegentlich aus ganzen Hodenbezirken keine Spermien ausgeschieden werden, wahrscheinlich aufgrund von Abflußhindernissen oder Mißbildungen des Gangsystems. Phagozyten wandern ein und beseitigen die "residual sperms"; es werden bis zu zehn Spermien von einem Makrophagen aufgenommen, sein Kern wird dadurch auf die Seite gedrängt, im Zytoplasma befinden sich neben den Spermienköpfen große

Lipidtropfen. Nach einiger Zeit sind die Spermienköpfe nicht mehr zu erkennen. Die restlose Beseitigung der Spermien aus den Gängen kann bis zu einem halben Jahr dauern.

RODONI (1969) findet bei Regenbogenforellen nur wenig Makrophagen. Sie findet jedoch - durch elektronenmikroskopische Untersuchungen bestätigt - in den "lobule boundary cells" phagozytierende Spermien in Vakuolen. Schließlich vermutet sie noch, daß die Restspermien langsam aus den Gängen abfließen, da sie von den proliferierenden Spermatogonien aus den Tubuli gedrängt werden.

b. weibliche Tiere

Jahreszyklische Veränderungen im histologischen Bild der Fischovarien beruhen vor allem auf dem starken Wachstum der weiblichen Keimzellen. Einige Autoren (LAMBERT, 1970, GUPTA, 1975, GURAYA et al., 1975, TREASURER & HOLLIDAY, 1981) teilen die Oozytenreifung aufgrund der Veränderungen an Kern und Zytoplasma, wie dem Auftreten mehrerer Nukleoli, Wechsel der Färbbarkeit, Auftreten von Vakuolen und Dottereinschlüssen und Ausbildung von Hüllschichten, in zahlreiche Stadien ein. VAN DE HURK & PEUTE (1979) unterscheiden bei der Regenbogenforelle dagegen im wesentlichen nur zwischen praevitellogenen, vitellogenen (dotterhaltigen) und reifen Oozyten.

Die Reifung der Oozyten kann nach GURAYA et al. (1975) völlig synchron, teilweise synchron oder asynchron verlaufen. Ein Beispiel für den ersten Fall ist der Kirschlachs (*Onchorhynchus masou*), der nach dem Laichen stirbt; bei ihm sind stets alle Oozyten im gleichen Reifestadium. Im zweiten Fall finden sich zwei Gruppen von Oozyten, ruhende und reifende, zu beobachten bei Fischen mit einmaliger, kurzer Laichzeit pro Jahr. Der letzte Fall schließlich ist bei der Elritze zu beobachten (PAPADOPOUL & WEINBERGER, 1975). Hier sind verschiedene Gruppen von Oozyten in unterschiedlichem Reifezustand sichtbar, Hinweis auf ein mehrmaliges Abbläichen innerhalb einer langen Laichzeit.

AL-DAHAM & BHATTI (1979) unterteilen die Ovarentwicklung im Lauf des Jahres in fünf Stadien. Sie beschreiben zunächst ein Ruhestadium, während dessen nur Oogonien und unreife Oozyten vorkommen, dann ein Vorbereitungsstadium, in dem die Dotterbildung beginnt

und zunehmend reife Eier auftreten. Es folgt die Vorlaichzeit, das Ovar besteht zu 70% aus reifen Eiern. In der sich anschließenden Laichzeit finden sich nicht mehr so viele reife, dafür zunehmend atretische Eier und auch wieder unreife Oozyten. Schließlich kommt die Nachlaichzeit, geprägt von der Degeneration der nicht abgelaichten Eier und unreifen Oozyten. Im Detail werden die Reifungsvorgänge von AL-DAHAM und BHATTI (1979) folgendermaßen beschrieben: Im Ruhestadium entstehen aus den Oogonien, grossen, runden Zellen mit blassem Kern und deutlichem Nukleolus, Oozyten. Diese sind zunächst klein und stark basophil, ihr Kern enthält einen Nukleolus. Der Kern wird zunehmend azidophil, es bilden sich mehrere basophile Nukleoli, die sich zur Kernperipherie hin verlagern. In der Nähe des Zellkerns taucht der sog. Dotterkern auf (Balbianis Körperchen), den BEAMS & KESSEL (1973) bei der Regenbogenforelle ausführlich beschreiben. Sie unterscheiden zwei verschiedene Komponenten. Die Funktion des "yolk nucleus" können sie nicht klären. Allmählich bildet sich ein schmaler Follikelsaum um die Oozyte, deren Größe ständig zunimmt. Die Oozyte tritt nun nach AL-DAHAM & BHATTI (1979) in das Vorbereitungsstadium ein: In der Zellperipherie bilden sich Vakuolen, das Zytoplasma wird ausgehend vom Kern azidophil. Innerhalb des Follikelsaums entsteht eine zellfreie Schicht, die Zona radiata. Der Dotterkern verschwindet, die Dotterbildung beginnt.

GURAYA et al. (1975) unterscheiden drei Arten von Dotter:

- intravesikulärer, kohlenhydrathaltiger (yolk vacuoles) Dotter,
- extravesikulärer Proteiddotter (yolk granules, globules),
- lipidhaltiger Dotter (oil droplets).

Der genaue Ursprung des Dotters ist nicht geklärt. GURAYA et al. (1975) diskutieren die Möglichkeiten seiner Synthese außerhalb der Oozyte, innerhalb der Oozyte oder an beiden Orten zugleich. Gleichzeitig mit (AL-DAHAM & BHATTI, 1979) oder etwas vor der Dotterbildung (VAN DE HURK & PEUTE, 1979) bildet sich eine Thekazellschicht außerhalb der Follikelzellen.

TREASURER & HOLLIDAY (1981) beschreiben dagegen beim Barsch die Bildung der Theka vor dem Auftreten der Follikelzellen. Im weiteren Verlauf des Vorbereitungsstadiums nehmen Dottergehalt und Durchmesser der Oozyte ständig zu, Plasma und Dotter werden azidophil, die Kernwand wird undeutlich (AL-DAHAM & BHATTI, 1979). Es

treten zunehmend reife Eizellen auf, insbesondere in der Vorlaichzeit. Reife Eizellen sind voller Dotter, das Zytoplasma ist bis auf einen schmalen Saum verdrängt (THOMOPOULOS, 1953). Die Eihüllen sind maximal ausgebildet.

Die Nomenklatur der verschiedenen Eihüllen wird recht unterschiedlich gehandhabt, ebenso sind die Ansichten über ihren Ursprung geteilt. Nach MICHEL (1972) ist zwischen primären Hüllen (von der Eizelle selbst gebildet, z.B. das Plasmalemm), sekundären Eihüllen (von den Follikelzellen gebildet) und tertiären Eizellen (vom Uterus oder den ableitenden Wegen gebildet) zu unterscheiden. Als Beispiel für die letzteren erwähnt er die Kalkschale der Vogeleier oder die Gallerthülle der Salmonideneier.

Im allgemeinen werden bei der reifen Eizelle des Fisches 3 Schalenbestandteile außerhalb des Plasmalemmes beschrieben: zu äußerst die bindegewebige Theka, dann folgen, von dieser durch eine Basalmembran getrennt (FLÜGEL, 1967b, RIEHL, 1980) das einschichtige Follikelkelepitheel, oft auch als Granulosa bezeichnet und schließlich als drittes, der Eizelle anliegend, eine azelluläre Schicht. Einige Autoren bezeichnen sie als Chorion (MAS, 1952, FULLER et al. 1976, TREASURER & HOLLIDAY, 1981) und beschreiben sie als Derivat des Follikelkelepitheils (sekundäre Eihülle), andere Untersucher (SHACKLEY & KING, 1977, RIEHL, 1980) können auch mit elektronenmikroskopischen Bildern nicht mit Sicherheit sagen, wie diese Schicht gebildet wird. Sie finden Hinweise auf Pinozytosevorgänge, können jedoch die Richtung nicht mit Bestimmtheit festlegen, somit bleibt die Zuordnung - primäre oder sekundäre Eihülle - offen. Die letztgenannten Autoren wie auch THOMOPOULOS (1953), HARDER (1964) und GURAYA et al. (1975) bezeichnen die zellfreie Schicht als Zona radiata, Zona pellucida oder Cortex radiatus. Elektronenmikroskopisch ist eine Zweiteilung, bei der Elritze sogar eine Dreiteilung zu unterscheiden (RIEHL, 1980). Die Zona radiata wird von feinen Kanälen durchzogen, in die Mikrovilli sowohl der Oozyte wie auch der Follikelzellen ragen. Die Zona radiata dient dem Schutz und z.T. auch der Anheftung der Eizelle, bei Schmerle und Gründling finden sich besondere Zapfen und Haftfäden (RIEHL, 1980). An einem Punkt sind die Eihüllen perforiert; diese Stelle wird als Mikropyle bezeichnet. Ihre Funktion ist unklar, zum Teil wird sie als Eintritts-

stelle für die Spermien angesehen; doch können diese nach RIEHL (1980) auch an anderen Stellen eindringen. Die Mikropyle kann sehr unterschiedlich strukturiert sein; sie ist z.B. bei Coregonen ein artspezifisches Merkmal und kann zur Unterscheidung bereits abgelegter Eier verwendet werden.

MAS (1952), THOMOPOULOS (1953), FLÜGEL (1967a) und TREASUREF. & HOLLIDAY (1981) beschreiben beim Barsch übereinstimmend als Besonderheit noch eine weitere, gelatinöse Schicht zwischen Zona radiata und Follikelepithel. FLÜGEL (1967b) spricht sie als sekundäre Eihülle an. Sie ist beim reifen Ei etwa 50 µm dick. Während der Laichzeit werden viele reife Eier ausgeschieden, infolgedessen nimmt ihre Zahl im histologischen Bild ab, statt ihrer finden sich zunehmend wieder unreife Oozyten (AL-DAHAM & BHATTI, 1979). Werden die reifen Eizellen nicht ovuliert, unterliegen sie Degenerationserscheinungen. Aber auch in jedem früheren Stadium können Eizellen atresieren, nach GURAYA et al. (1975) sind vitellogene und reife Oozyten jedoch wesentlich häufiger betroffen als praevitellogene. Nach seinen Beobachtungen schrumpfen degenerierende praevitellogene Oozyten und zeigen eine Vermischung von Ooplasma und Kernkomponenten. Die Follikelzellen hypertrophieren, dringen in die Kern-Plasmamasse ein und phagozytieren sie. Nach der kompletten Resorption bleibt nur noch ein kleines Knötchen aus Stromaelementen übrig. Bei vitellogenen Follikeln sind Formveränderungen und Schrumpfen zu beobachten, die Dotterpartikel konfluieren und verflüssigen sich, Granulosa- und Thekazellen hypertrophieren und durchdringen die sich auflösende Zona pellucida. Dotter und Ooplasma werden phagozytiert, zurück bleiben Makrophagen, Theka- und Blutzellen und eventuell ein gelbes Pigment.

LAMBERT (1970) unterscheidet beim Guppy vier Stadien der Atresie, die er mit α bis δ bezeichnet:

- α . Die Granulosazellschicht hypertrophiert und dringt in die degenerierende Oozyte ein. Thekazellen folgen, das Oozytenmaterial wird resorbiert.
- β . Die Oozyte ist verschwunden, ihr Platz wird von zahlreichen Granulosa- und Thekazellen und Blutgefäßen ausgefüllt.
- γ . Der atretische Follikel schrumpft, mesenchymale Elemente füllen die Interzellularspalten; es wird ein gelbbraunes Pigment gebildet.

♂. Das letzte Stadium ist durch weitere Schrumpfung, Verminderung der Zellzahl sowie Resorption durch das Stroma gekennzeichnet. Eine kleine Zellgruppe mit gelbbraunen Granula kann auch längere Zeit liegen bleiben.

Außer AL-DAHAM & BHATTI (1979) beschreiben auch einige andere Autoren jahreszeitlich bedingte Veränderungen im histologischen Bild der Fischovarien: FULLER et al. (1976) beobachten bei *Coregonus lavaretus* von März bis Mai nur praevitellogene Oozyten, von da ab treten Oozyten mit "Chorion" und ersten Dotterpartikeln auf. Zwischen Juli und Dezember erfolgt ein progressiver Anstieg von reifen Eiern, während reifende Oozyten zurückgehen. Es sind nur noch praevitellogene Oozyten und reife Eier zu sehen. BULLOUGH (1939) beschreibt bei der Elritze ab Juli die Bildung neuer Oogonien. Im Laufe des Sommers entwickeln sich daraus in einer primären Wachstumsphase Oozyten von etwa 0,5 mm Durchmesser. Im Oktober sind viele dotterhaltige Oozyten in der 2. Wachstumsphase, daneben aber auch noch jüngere Oozyten zu sehen. Im Winter ändert sich wenig, im Frühjahr erfolgt dann das abschließende Wachstum, reife Eier erreichen einen Durchmesser von 1,4 mm. Das Ovar ist prall voll mit reifen Eiern; trotzdem finden sich viele Oogonien und frühe Oozytenstadien.

VAN DE HURK & PEUTE (1979) sehen bei der Regenbogenforelle ganzjährig Oogonien und praevitellogene Follikel, letztere jedoch vor allem in der ersten Jahreshälfte. Dotterbildung erfolgt im Frühjahr und Sommer, reife Follikel treten ab November bis Januar auf. Von Januar bis Mai sind postovulatorische Follikel in unterschiedlichem Grad der Rückbildung zu sehen. Die nach der Ruptur des Follikels gefaltete Granulosa wird allmählich in Coelomepithel rückgebildet, die Thekazellen werden resorbiert.

TREASURER & HOLLIDAY (1981) beschreiben beim Barsch im Verlauf des Jahres acht unterschiedliche histologische Stadien: Von "immature" über "maturing virgin", "developing early", "developing late", "gravid", "spawning" und "spent" zu "recovering spent". Sie stellen fest, daß am abgelaichten Ovar die Wanddicke erheblich zunimmt, zwischen gefalteten Follikeln liegen einzelne degenerierende Eizellen.

GURAYA et al. (1975) beobachten beim Wels (*Mystus tengara*) Perioden der Multiplikation, des Wachstums, der Differenzierung, Reife, Entleerung und Ruhe. Sie teilen den Zyklus des Fisches in sieben Phasen ein:

1. "immature virgin": Nach der Laichzeit sind die Ovarien relativ inaktiv. Es sind Oogonien in Nestern und basophile Oozyten mit einem, später mehreren Nukleoli zu sehen. Es bildet sich ein Follikelzellsaum.
2. "preparatory virgin": In der Peripherie des Ooplasmas bilden sich Dottervesikel, eine Zona pellucida wird sichtbar.
3. "maturing virgin": Die Dotterbildung, auch extravasikulär, nimmt zu, Follikelzellschicht und Zona pellucida werden deutlicher.
4. "prespawning virgin": Das gesamte Ooplasma ist voll Dotter, der Kern liegt exzentrisch und hat eine unregelmäßige Außenlinie.
5. "spawning": Die Eier werden schubweise ausgetrieben.
6. "depletion of spent": Das Ovar ist stark geschrumpft, es enthält Nester von Oogonien, verbliebene Eizellen degenerieren.
7. "recouplement": Dieses Stadium ähnelt dem ersten, es treten wieder Oozyten auf, die nicht ovulierten Eier bilden sich weiter zurück.

C. Eigene Untersuchungen

I. Material und Methoden

Im Zeitraum von zwei Jahren (August 1981 bis Juli 1983) wurden Fische sechs verschiedener Arten aus dem Königssee untersucht. Nach Möglichkeit wurden 12 Fische jeder Art pro Monat entnommen, von verschiedenen Spezies waren jedoch nur geringere Stückzahlen zu erhalten. Insgesamt wurden 213 Seesaiblinge, 134 Barsche, 92 Elritzen, 80 Renken, 46 Rutten und 40 Hechte untersucht. Die Verteilung der Fische auf die Fangmonate zeigt Tabelle 1.

Die Fische wurden teils mit Netz, teils elektrisch gefangen und z.T. mehrere Tage bis zum Abtransport gehältert. Im Winter waren keine Fische zu bekommen, da der See zugefroren war, auch im Frühsommer konnten wegen ungünstiger Witterungsbedingungen zeitweilig nur geringe Mengen gefangen werden. Die Fische wurden durch Kopfschlag, Elritzen stattdessen durch Dekapitieren getötet; dann wurden Körpergewicht und -länge festgestellt. Die Gonaden wurden entnommen und, nach Seiten getrennt, frisch gewogen und gemessen. Je nach ihrer Größe wurden die ganzen Organe oder Stückchen von ihnen in Formalin und Bouin'scher Lösung fixiert, anschließend entwässert und in Paraplast^R eingebettet. Von den Gonadenstückchen wurden ca. 5 µm dicke Schnitte angefertigt und mit Hämalaun und Eosin gefärbt. Zusätzlich wurden nach Bedarf folgende Färbungen durchgeführt: Bindegewebsfärbung nach Masson oder Goldner, Giemsa-, Kossa-, Ziehl-Neelsen- und Haidenhainfärbung, Färbung mit Hämatoxylin und Lichtgrün, Gitterfaserdarstellung nach Gomori sowie die PAS-Reaktion. Die Auswertung der Schnitte erfolgte mit einem Dialux-Mikroskop der Firma Leitz. An repräsentativen Schnitten wurden Messungen mit dem halbautomatischen Bildauswertungssystem ELAS der Firma Leitz durchgeführt. Dabei wurden die Fläche und der Durchmesser von jeweils etwa 100 Oozyten eines Stadiums gemessen.

Die statistische Auswertung der Meßergebnisse erfolgte z.T. über das Leibniz-Rechenzentrum der Bayer. Akademie der Wissenschaften, München, z.T. über das Statistikprogramm des Systems ELAS der Firma Leitz. Im folgenden werden die Symbole $\bar{x}$ für das arithmetische Mittel, s für die Standardabweichung, P für die Irrtumswahrschein-

lichkeit und n für die Anzahl der Einzelwerte verwendet. Die Altersangaben sind nach Länge und Gewicht der Fische geschätzt, Beurteilungsgrundlage sind Untersuchungen von KLEIN (1983, persönl. Mitteilung), die bei Fischen des Königssees durchgeführt wurden.

Tab.1: Anzahl der Fische pro Fangmonat und Geschlecht,
für Saibling und Barsch nach Fangjahren getrennt

		März	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Dez	
Saibling	♂	-	-	-	-	-	8	9	15	12	12	81
		-	10	-	1	10	5	4	11	9	-	82
		-	6	1	12	19	-	-	-	-	-	83
	♀	-	-	-	-	-	9	3	7	1	8	81
		-	5	-	1	3	6	8	4	1	-	82
		-	4	-	3	6	-	-	-	-	-	83
Barsch	♂	-	-	-	-	-	5	-	2	-	1	81
		-	5	3	-	6	4	-	1	-	-	82
		-	1	4	5	8	-	-	-	-	-	83
	♀	-	-	-	-	-	3	-	11	4	-	81
		-	11	11	-	5	7	-	5	-	-	82
		-	2	16	5	9	-	-	-	-	-	83
Renke	♂	-	-	1	-	5	9	3	6	-	1	
	♀	7	1	5	-	10	15	9	6	-	2	
Elritze	♂	-	-	8	2	1	-	-	1	-	-	
	♀	-	12	25	9	21	-	-	13	-	-	
Rutte	♂	-	-	7	10	3	-	-	7	1	-	
	♀	1	1	5	2	4	-	-	5	-	-	
Hecht	♂	3	11	1	1	1	-	-	7	-	-	
	♀	-	5	-	-	4	-	-	7	-	-	

II. Ergebnisse

1. Seesaibling, Salvelinus alpinus L.

1.1. Fische

Es wurden 213 Seesaiblinge untersucht, davon waren 144 männlich, 69 weiblich (siehe Tabelle 1).

Die überwiegende Mehrheit der Fische wurde im Königssee gefangen, einzelne Tiere im Obersee; da sie sich in der Gonadenentwicklung sowie den Meßdaten nicht von den Königsseesaiblingen unterschieden, wurden sie diesen zugerechnet.

Längen- und Gewichtsverteilung sind Tabelle 2 zu entnehmen. Das Alter der Tiere betrug meist 3 - 6 Jahre.

Tab.2: Längen- und Gewichtsverteilung der Seesaiblinge (n = 213)

	$\bar{x}$	s	min	max	Modalwert	Medianwert
Länge in cm	20,72	3,90	12,00	56,00	20,00	20,03
Gewicht in g	64,40	90,39	13,20	1040,00	49,00	49,04

1.2. Gonaden

1.2.1. Meßwerte

a. männliche Tiere

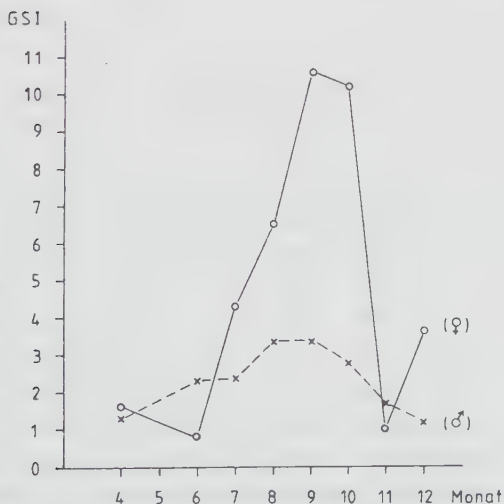
Die absolute und relative Länge und das Gewicht der Hoden in den einzelnen Untersuchungsmonaten nach rechter und linker Seite getrennt zeigt Tabelle 3. Während die Länge das Jahr über weitgehend konstant bleibt - die tiefsten Werte werden im Winter beobachtet -, unterliegt das Gewicht deutlichen, vom Monat abhängigen Schwankungen. Das ist besonders gut am Gonadosomatischen Index, $GSI = \frac{\text{Gonadengewicht} \times 100}{\text{Körpergewicht}}$ zu sehen. Wie Abbildung 1 zu entnehmen ist, steigen im Frühjahr und Sommer die Durchschnittswerte allmählich an; höchste Werte werden im September erreicht; von da an sinkt der GSI wieder konstant auf einen tiefsten Durchschnittswert im

Dezember. Tabelle 4 zeigt die monatlichen Durchschnittswerte nach Jahren getrennt. Extremwerte für Einzeltiere wurden mit 6,10 im September 81 und mit 0,042 im Juni 83 erreicht.

b. weibliche Tiere

Länge und Gewicht der Eierstöcke sind Tabelle 3 zu entnehmen. Bei den Weibchen schwankt die Gonadenlänge im gleichen Maße wie das Gonadengewicht. Die durchschnittlichen GSI-Werte zeigt Tabelle 4. Der höchste Wert bei einem Weibchen wurde mit 19,9 im Oktober 82 festgestellt, der niedrigste mit 0,15 im Oktober 81. Die Entwicklung des GSI zeigt Abbildung 1. Wie bei den Männchen werden die höchsten Durchschnittswerte im September erreicht, doch erfolgt das Absinken der Werte bei den Weibchen rascher.

Abb. 1 Entwicklung des GSI im Jahresverlauf, Seesaiblinge



Tab.3: Durchschnittliche Meßwerte der Gonaden pro Monat,
Seesaiblinge

Monat:		Apr.	Juni	Juli	Aug.	Sep.	Okt.	Nov.	Dez.
<u>männliche Tiere</u> (n)		13	11	27	9	13	25	17	11
Gonadenlänge	li	7,74	7,10	6,38	5,92	7,06	7,80	5,91	5,69
absolut	re	8,13	7,03	6,18	6,06	7,29	8,63	5,78	5,48
Gonadenlänge	li	33,56	34,07	32,68	30,80	33,57	32,04	30,42	28,48
relativ	re	35,72	33,07	31,69	30,75	34,52	35,61	30,09	27,51
Gonadengewicht	li	0,33	0,76	0,46	0,88	0,81	2,41	0,43	0,27
	re	0,38	0,81	0,55	0,95	1,04	2,74	0,41	0,31
<u>weibliche Tiere</u> (n)		9	4	9	16	11	10	2	7
Gonadenlänge	li	5,11	3,80	5,49	5,91	6,14	6,90	3,40	5,13
absolut	re	4,92	3,25	5,43	6,16	6,77	5,80	2,80	5,17
Gonadenlänge	li	23,00	19,52	27,32	30,02	31,17	34,57	19,87	26,79
relativ	re	22,15	16,64	27,04	31,26	34,58	29,08	16,22	27,12
Gonadengewicht	li	0,45	0,23	1,12	1,74	2,24	3,40	0,18	0,84
	re	0,41	0,21	1,12	1,70	2,58	2,43	0,19	0,83

Tab.4: Durchschnittliche GSI-Werte pro Monat und Jahr,
Seesaiblinge

	Jahr	Aug	Sep	Okt	Nov	Dez	Apr	Juni	Juli	Jahr
♂ Ø GSI	81	3,89	3,97	2,99	1,60	1,21	1,90	1,59	2,92	82
(n)		(4)	(9)	(13)	(8)	(11)	(7)	(1)	(9)	
Ø GSI	82	2,97	1,72	2,64	1,75	-	0,67	2,38	2,24	83
(n)		(5)	(3)	(11)	(9)	(0)	(6)	(10)	(18)	
♀ Ø GSI	81	7,15	7,03	9,50	1,11	3,60	1,55	1,26	4,45	82
(n)		(9)	(3)	(7)	(1)	(7)	(5)	(1)	(3)	
Ø GSI	82	5,72	11,89	11,47	1,02	-	1,64	0,73	4,38	83
(n)		(6)	(8)	(4)	(1)	(0)	(4)	(3)	(6)	

1.2.2. Makroskopisches Aussehen

a. männliche Tiere

Die paarigen Hoden des Seesaiblings sind langgestreckte Organe, die ventrolateral der Schwimmblase gelegen sind. Das kraniale Ende der Hoden ist abgerundet. Gelegentlich ist das Organ durch leichte Einkerbungen gelappt. Die breiteste, leicht konvex gekrümmte Seite liegt der Bauchwand an. Die Länge der Hoden ist das ganze Jahr über annähernd konstant, sie entspricht in etwa der der Schwimmblase. Die Hodendicke unterliegt starken jahreszeitlichen Schwankungen. Im Frühjahr sind die Hoden nur faden- bis stopfnadel-dicke, blaßlachsrosa bis weißliche, durchscheinende Gebilde. Im Laufe des Sommers und Herbstes nimmt ihr Umfang erheblich zu, die Hoden sind jetzt weiß und brüchig, bei Berührung tritt häufig eine milchige Flüssigkeit aus, als Zeichen für das nahe Bevorstehen der Laichzeit. Im November sind bei ca.30% der Tiere weißlich-gelb gescheckte, schlaffe, offensichtlich abgelaichte Hoden, bei anderen Tieren pralle, milchige Hoden zu finden, ein Hinweis darauf, daß die Laichzeit noch nicht bei allen Tieren beendet ist. Im Dezember sind noch 20% der Tiere laichbereit.

Die Hoden sind vollständig von Bauchfell überzogen. An der medialen Kante verläuft parallel zu einem starken Blutgefäß in voller Länge des Hodens der Ductus semiferus, der sich kaudal in den Ductus deferens fortsetzt. Dieser vereinigt sich mit dem der Gegenseite zu einem kurzen, gemeinsamen Endstück, das in der Urogenitalöffnung mündet.

b. weibliche Tiere

Die Eierstöcke des Seesaiblings sind ebenfalls langgestreckte, paarige Organe, die sich ventrolateral der Schwimmblase befinden. Sie liegen dieser jedoch im Gegensatz zu den Hoden nur im reifen Zustand in voller Länge an; unreif sind sie erheblich kürzer - sie liegen dann in der kranialen Hälfte der Bauchhöhle - bleiben aber erheblich dicker als die Hoden. Die Eierstöcke haben ein traubiges Aussehen. Im Frühjahr sind die Oozyten griß- bis hirsekorngroß und hellgelborange. Im Laufe des Sommers wächst ihr Durchmesser all-

mählich, die Farbe vertieft sich; im Spätsommer haben die Eizellen einen Durchmesser von fast 0,5 cm erreicht und sind tiefgelb bis orange. Im Spätherbst finden sich nur noch einzelne Eizellen dieser Größe am Ovar, das nun sehr locker gefügt ist; es überwiegen nun Oozyten von Grießkorngröße, die elfenbeinfarbig bis maisgelb sind. Gelegentlich werden in dieser Zeit auch blaßgelbe, schlaffe Eizellen frei in der Bauchhöhle angetroffen, die in der Laichzeit nicht ausgeschieden wurden. Ein Ovidukt fehlt.

1.2.3. Mikroskopische Untersuchung

a. männliche Tiere

Die Hoden des Seesaiblings sind von einer Bindegewebskapsel umgeben, von der aus Septen ins Innere strahlen und so als Stroma das Organ in kleine Läppchen unterteilen. In den Bindegewebssträngen verlaufen Blutgefäße. In den Läppchen oder Tubuli befinden sich die Keimzellen, das eigentliche Hodenparenchym. Dieses unterliegt im Laufe des Jahres erheblichen Veränderungen. Seine Entwicklung soll im folgenden in 4 Stadien, nämlich 1. Ruhestadium, 2. Anbildungsstadium, 3. Reifestadium, 4. Nachlaichstadium (n. HOFFMANN et al., 1980) beschrieben werden.

Im Ruhestadium (April, Mai) liegen in den Tubuli nur primordiale Keimzellen (Stammspermatogonien) und die aus ihnen entstandenen Spermatogonien. Die Zellen liegen im allgemeinen so dicht, daß kein freies Tubuluslumen zu erkennen ist. Stammspermatogonien sind große Zellen mit relativ breitem Zytoplasmasaum und großem, rundlichem bis ovalem, blassem Kern, der einzelne Chromatinfäden und einen, seltener zwei deutliche Nukleoli enthält. Die Stammspermatogonien werden gelegentlich von etwas kleineren Zellen mit ebenfalls blassem, jedoch ausgeprägt dreieckig geformtem Kern begleitet, die als Sertolizellen anzusprechen sind. Sie sind, zumal sie im Tubuluslumen liegen, deutlich von Bindegewebszellen zu unterscheiden, die dunklere, spindelförmige Kerne haben. Die in Gruppen oder Strängen in den Tubuli angeordneten Spermatogonien sind kleiner als die primordialen Keimzellen, auch färbt sich ihr Kern geringfügig stärker an; er enthält jedoch ebenfalls einen großen Nukleolus.

Gelegentlich sind im Ruhestadium auch Tubuli zu beobachten, in denen sich Restspermien aus der vorangegangenen Laichperiode in unterschiedlich großen Mengen befinden. Allmählich entstehen als Zeichen für den Übergang zum 2. Stadium Nester aus Spermatozyten 1. Ordnung, zu erkennen an ihren gegenüber den Spermatogonien dichter, etwas unruhig strukturierten, deutlich basophilen Kernen.

Im frühen Anbildungsstadium (Juni, Juli) überwiegen neben den Spermatogonien die Spermatozyten I. Sie sind häufig in der Mitose zu beobachten. Dabei kann ihr Chromatin halbmondförmig oder kammartig auf einer Kernseite zusammengezogen oder beeren- bis stabartig in der Kernmitte kontrahiert sein. Am häufigsten ist das Chromatin jedoch relativ gleichmäßig verteilt; der Kern wirkt dann einheitlich dunkel gekörnt. Die Zellen liegen stets in Gruppen beisammen, die sich in der gleichen Phase befinden. Das Zytoplasma ist wie auch bei allen in der Entwicklung folgenden Keimzellen nicht mehr erkennbar.

Im weiteren Verlauf des Anbildungsstadiums (Juli - Sept.) treten nun auch Spermatozyten II auf; sie haben einen kleineren Kern als Spermatozyten I, mit ungleichmäßig verteiltem Chromatin. Bald darauf erscheinen Spermatiden und Spermien. Spermatiden haben runde, dunkle, ganz einheitlich gefärbte Kerne. Spermien sind am - oft allerdings nur undeutlich sichtbaren - Schwanz und am noch dunkleren, leicht ovalen bis birnenförmigen Kopf zu erkennen.

Jede der Zellarten liegt in einer Gruppe aus lauter gleichen Zellen. Eine besondere Anordnung der Gruppen im Tubulus ist nicht feststellbar, außer daß Spermien fast stets zentral liegen. Gelegentlich sind um einzelne Zellgruppen herum feine, argyrophile Fasern zu erkennen.

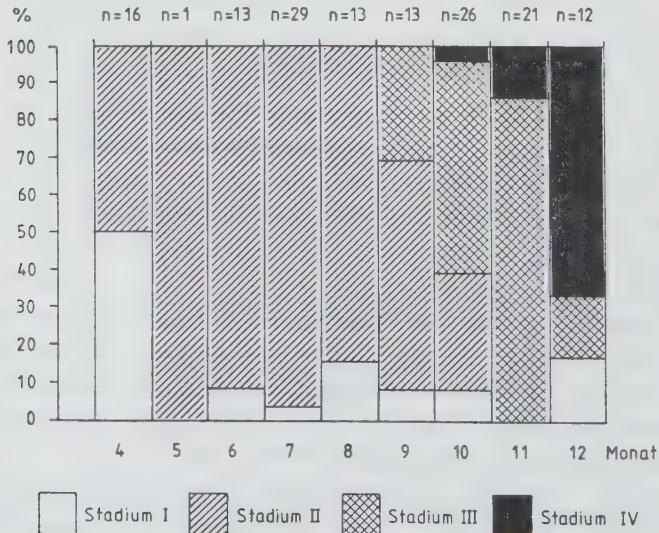
Mit Fortschreiten des Stadiums II (Sept., Okt.) nimmt der Tubulusdurchmesser allmählich zu, die Masse der Spermien im Lumen wächst erheblich, während Spermatozyten zusehends weniger werden. Schließlich sind nur noch kleine Gruppen von ihnen in Wandnähe zu beobachten. Es werden keine neuen Spermatogonien mehr gebildet; doch bleiben einige das ganze Jahr über vorhanden.

Im nun folgenden Reifestadium (Ende Sept. - Dez.) sind die Tubuli prall gefüllt mit Spermien. Im direkten Kontakt mit den Lappchenwänden sind in unregelmäßigen Abständen Spermatogonien und Serto-

lizellen zu sehen, dazwischen finden sich, durch eine Basalmembran von ihnen getrennt, die spindelförmigen Kerne der Bindegewebszellen.

Mit Einsetzen der Laichzeit reduziert sich die Zahl der Spermien in den Tubuli fortschreitend, bis schließlich das 4. oder Nachlaichstadium (Okt. - Dez.) erreicht ist: Der Tubulussdurchmesser ist reduziert, die Läppchenwände sind verdickt. In den Lumina verstreut liegen unterschiedliche Mengen von Restspermien, z.T. sind Makrophagen zu sehen. Die Spermatogonien werden zahlreicher. Das histologische Bild nähert sich allmählich wieder dem des Stadiums I. Makroskopisches Äquivalent des bei den einzelnen Tieren zu unterschiedlichen Zeiten einsetzenden Laichvorgangs sind die Volumenreduzierung und die Farbveränderung des Hodens von weiß über weißgelblich gescheckt zu rosa. Abgesehen davon, daß sich zu jeder Jahreszeit einzelne Tiere im Stadium I befinden können, läßt sich eine augenfällige monatliche Abhängigkeit der Stadien feststellen (Abb.2).

Abb. 2 Anteil (%) der Stadien I-IV pro Monat bei Seesaiblingen ♂



Ausführungsgang

Bei Längsschnitten von Hoden des Saiblings im Stadium II oder III ist gelegentlich ein in voller Länge der Gonaden verlaufender, spermiengefüllter Spalt zu erkennen, der durch ein flaches, mehr kaudal manchmal auch isoprismatisches Epithel begrenzt wird. Das hintere Hodenende besteht aus einem Kavernensystem, in dem Spermien gespeichert werden; es mündet in den entlang der Gonaden verlaufenden spaltförmigen Kanal. Dadurch entsteht ein Anastomosen bildendes Gangsystem; es ist von einem iso- bis hochprismatischen Epithel ausgekleidet, an dem manchmal Protoplasmafortsätze zu erkennen sind.

Pathologische Befunde

In 3 Fällen wurden Zysten mit Plerocercoiden des Hechtbandwurms *Triaenophorus nodulosus* an Saiblingshoden gefunden. Die Zysten scheinen keine besondere Beeinträchtigung hervorzurufen; es sind weder Reifeverzögerungen noch besondere Abwehrreaktionen feststellbar, von der Ausbildung einer Bindegewebskapsel abgesehen.

Bei 2 Tieren im Stadium I wurde eine eitrige Orchitis festgestellt. Die Involution der Hodentubuli war mangelhaft; die weitgestellten Lumina enthielten große Mengen einer PAS-positiven Substanz sowie massenhaft Granulozyten und Makrophagen. Auch herdförmige Nekrosen waren zu beobachten. Makroskopisch war eine Rötung der Gonaden aufgefallen.

Bei einem Tier im Stadium IV war ein ausgeprägter, wahrscheinlich auf eine lokale Abflußstörung zurückzuführender Samenstau zu beobachten.

Weit häufiger sind einzelne noch prall mit Spermien gefüllte Tubuli in ansonsten abgelaichten Hoden anzutreffen; ihnen kommt keine besondere pathologische Bedeutung zu. Bei vielen Tieren sind kleine, oft kugelförmig angeordnete Rundzellansammlungen zu sehen, ohne daß eine Ursache dafür ersichtlich wäre. Die Zellen haben einen runden, chromatinreichen, einheitlich anfärbbaren Kern und ein bei HE-Färbung leicht rötliches Zytoplasma. Der Durchmesser der Zellen beträgt 3 - 5 μm , der der kugeligen Ansammlungen 6 - 12 μm .

b. weibliche Tiere

Im Gegensatz zu den Ovarien anderer Fischarten sind die Eierstöcke des Saiblings nicht von einer festen Kapsel umgeben. Aus einem Bindegewebsstrang entspringen Bindegewebslamellen, die mit Keim-epithel überzogen sind. Je nach Jahreszeit sind höchst unterschiedlich große Oozyten anzutreffen. Ihre Entwicklung soll analog zur Reifung der männlichen Keimzellen in vier Stadien beschrieben werden.

Im Ruhestadium prägen praevitellogene Oozyten in unterschiedlicher Größe das histologische Bild. Die kleinsten sind nur unwesentlich größer als Oogonien. Im Gegensatz zu diesen, die etwa wie Stammspermatogonien aussehen, besitzen Oozyten ein basophiles Zytoplasma. Die größeren haben eine durchschnittliche Fläche von $0,036 \text{ mm}^2 \pm 0,15 \text{ mm}^2$ bei einem Durchmesser von $0,2 \text{ mm}$, maximale Werte für den Durchmesser von praevitellogenen Oozyten liegen bei $0,27 \text{ mm}$. Im HE-Schnitt färbt sich das Zytoplasma blauviolett, bei größeren Oozyten mit Stich ins rötliche. Bei einem Teil der kleineren Oozyten sind im Zytoplasma dunklere, unregelmäßig ringförmige Bezirke vorhanden. Dabei handelt es sich um sog. "Dotterkern"-Material. Die Kerne der Oozyten sind anfangs oval, blaß, leicht körnelig, von einzelnen dunkleren Punkten durchsetzt, später rosa und unregelmäßig ausgezogen. Kleinste Oozyten ($\sim 50 \text{ }\mu\text{m}$ Durchmesser) haben 1 - 3, größere bis zu 2 Dutzend Nukleoli, die im allgemeinen ringförmig in der Kernperipherie angeordnet sind. Bei größeren Oozyten ist deutlich eine violette, leicht gewellte Kernmembran zu sehen. Außerdem sind sie von einem Follikelzellsaum umgeben, der zunächst nur aus einzelnen flachen, später aus zahlreichen, dicht aneinander liegenden Zellen mit runden bis ovalen, gleichmäßig dunklen Kernen besteht. Das Zytoplasma der Oozyten wird etwas lockerer, es bildet sich eine schmale Zona radiata.

Gelegentlich liegen kleine Ansammlungen von Makrophagen und gelblichem, Ziehl-Neelsen-positivem Pigment (Ceroid) zwischen den Oozyten als Reste der Resorption atretischer Eizellen aus der vorausgegangenen Laichzeit.

Der Übergang zum 2., dem Anbildungsstadium ist fließend. Das Zytoplasma wird zusehends rötlicher, in seiner Peripherie entstehen

kleine Vakuolen. Die Kernform wird unregelmäßig, den rundlichen Follikelzellen lagert sich eine flache Thekazellschicht an, die Zona radiata wird breiter.

Das Stadium II ist von der Dotterbildung geprägt. In den peripheren Vakuolen erscheint eine rosa Substanz, das Zytoplasma ähnelt geronnener Milch. Der Zellkern wird ausgeprägt eosinophil, er enthält nach wie vor zahlreiche Nukleoli. Die Vakuolenschicht dehnt sich aus, das Zytoplasma bildet nur noch einen Ring um den gezackten Kern und strahlt zwischen die Vakuolen ein. Zwischen den dotterhaltigen Oozyten, deren Fläche auf durchschnittlich $0,78 \text{ mm}^2 \pm 0,62$ (Durchmesser bis maximal 2 mm) gestiegen ist, liegen zahlreiche praevitellogene Oozyten und auch noch Pigment-Makrophagen-Häufchen.

Im späten Anbildungsstadium ist die Dottersubstanz in HE-Schnitten nicht mehr rosa, sondern rot und schollig, das Zytoplasma körnelig und ebenfalls eosinophil. Dottersubstanz und Zona radiata reagieren stark PAS-positiv.

Im Stadium III überwiegen reife Eizellen. Sie sind aufgrund ihrer erheblichen Größe (Durchmesser bis 4 mm, Fläche $7,7 \pm 2,28 \text{ mm}^2$) und der fixierungsbedingten Härte des Dottermaterials nur schwer schneidbar, es treten häufig Artefakte auf, der Kern liegt selten in der Schnittebene.

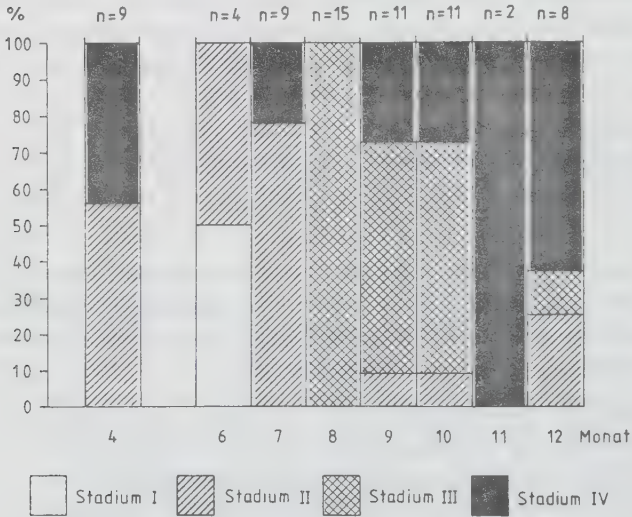
Reife Eizellen sind voll eosinophiler Dottersubstanz in Kugeln oder Schollen. Die Zona radiata ist etwa 15 μm dick. Zwischen den Eizellen befinden sich nach wie vor praevitellogene Oozyten sowie eine schwach rötliche Substanz.

Im Nachlaichstadium beherrschen einerseits kollabierte, z.T. flüssigkeitsgefüllte, gefaltete Follikel das Bild, andererseits prae- und frühvitellogene Oozyten, so daß vieles an das Stadium II erinnert. Die durchschnittliche Oozytenfläche liegt mit $0,48 \pm 0,25 \text{ mm}^2$ zwischen dem der Stadien I und II.

Durch Schrumpfung der Follikelreste entstehen kompakte Zellhaufen. Dazwischen liegen einzelne degenerierte Eizellen, die Formverlust, Karyolyse und Durchmischung von Dotter- und Plasmabestandteilen zeigen. Sie werden von eindringenden, hypertrophierenden Follikelzellen und Makrophagen "aufgeräumt". Gelegentlich bleiben Knötchen aus Stromaelementen und Ceroid zurück. Das anfangs wirre Durcheinander wird bald durch den rasch einsetzenden Wiederaufbau geordnet.

Abbildung 3 zeigt den prozentualen Anteil der Stadien I - IV pro Monat.

Abb. 3 Anteil (%) der Stadien I-IV pro Monat bei Seesaiblingen ♀



Pathologische Erscheinungen

Bei einzelnen Tieren sind im September, vor Beginn der Laichzeit starke Degenerationserscheinungen an den Ovarien festzustellen. Es sind weder reife Eizellen noch Reste von physiologisch "gesprungenen" Follikeln zu finden, sondern neben prae- und frühvitellogenen Oozyten überwiegend atretische Follikel in unterschiedlichen Stadien der Degeneration und Resorption. Schollige Dottermassen mit aufgeknäuelter Zona radiata oder flüssig wirkende Dotter-Plasmagemische werden von eindringenden Makrophagen allmählich abgebaut. Die Regeneration scheint verzögert. Eine spezifische Erklärung für die Degenerationsvorgänge ist nicht zu finden. Auffällig ist jedoch eine geschlechtsunabhängige, negative Korrelation zwischen der Höhe des GSI ($P < 0,01$) bzw. dem Gonadenstadium ($P < 0,05$) und dem Befall der Saiblinge mit *Eubothrium crassum*, einem Darmparasiten (SCHÖTTLER, 1983, persönl. Mitteilung).

2. Renke, *Coregonus makrophthalmus*

2.1. Fische

Es wurden 80 Renken untersucht, davon waren 55 weiblich, 25 männlich. Die Verteilung der Fische auf die Fangmonate zeigt Tabelle 1. Länge und Gewicht der Renken sind Tabelle 5 zu entnehmen.

Tab.5: Längen- und Gewichtsverteilung der Renken (n = 80)

	$\bar{x}$	s	min.	max.
Länge in cm	32,4	5,1	26,0	65,0
Gewicht in g	264,88	97,85	165,0	785,0

Das Alter der Tiere dürfte aufgrund dieser Angaben überwiegend zwischen zwei und vier Jahren liegen.

2.2. Gonaden

2.2.1. Meßwerte

a. männliche Tiere

Die Durchschnittswerte für Länge und Gewicht der Gonaden in den einzelnen Monaten gehen aus Tabelle 6 hervor. Die Werte für die linke und rechte Seite differieren meist, sind aber nicht statistisch signifikant unterschiedlich. In den Sommermonaten sind die Gonaden fast um die Hälfte kürzer als im Herbst. Auch das Gewicht der Gonaden ist im Sommer am niedrigsten und steigt im Herbst an. Die gleiche Entwicklung zeigt der Gonadosomatische Index (Abb.4). Die durchschnittlichen GSI-Werte sind in Tabelle 7 aufgeführt. Der höchste Einzelwert wurde mit 3,97 im Oktober gemessen.

b. weibliche Tiere

Die Durchschnittsmeßwerte der Eierstöcke sind der Tabelle 6, die durchschnittlichen GSI-Werte der Tabelle 7 zu entnehmen. Die Entwicklung des GSI im Jahresverlauf ist in Abbildung 4 dargestellt. Wie bei den Männchen vergrößern sich Gonadenlänge, -gewicht und GSI im Herbst gegenüber dem Sommer erheblich. Der maximale GSI-

Einzelwert wurde mit 13,01 ebenfalls im Oktober erreicht. Abweichend vom einzigen im Dezember untersuchten Männchen läßt sich jedoch bei den zwei Weibchen des gleichen Untersuchungsmonats bereits eine durch das Abbläichen bedingte Längen- und Gewichtsreduktion der Gonaden feststellen.

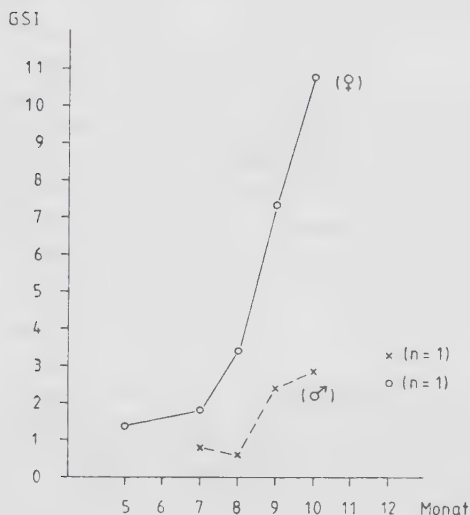
Tab.6: Durchschnittliche Meßwerte der Gonaden pro Monat, Renken

		Mai	Juli	Aug	Sep	Okt	Dez
<u>männliche Tiere (n)</u>		1	5	8	3	6	1
Gonadenlänge	li	10,0	5,5	5,9	9,2	9,6	10,0
absolut	re	11,5	6,2	5,0	9,2	10,4	9,0
Gonadenlänge	li	35,1	17,8	20,5	26,7	30,2	32,3
relativ	re	40,4	19,9	17,6	26,7	32,9	29,0
Gonadengewicht	li	1,00	0,98	0,73	3,86	3,21	4,80
	re	1,00	0,94	0,64	3,33	3,36	4,00
<u>weibliche Tiere(n)</u>		4	10	14	9	6	1
Gonadenlänge	li	7,8	7,4	7,7	13,4	10,8	7,0
absolut	re	7,0	7,0	7,1	13,5	11,2	6,0
Gonadenlänge	li	24,2	24,1	25,3	37,2	33,7	17,3
relativ	re	21,8	22,7	23,3	37,8	35,0	14,8
Gonadengewicht	li	2,16	2,46	5,22	15,44	13,36	4,8
	re	2,03	2,00	3,53	16,05	13,86	7,9

Tab.7: Durchschnittliche GSI-Werte pro Monat, Renken

		Mai	Juli	Aug	Sep	Okt	Dez
∅ GSI ♂		-	0,72	0,59	2,45	2,77	3,32
(n)		(0)	(5)	(8)	(3)	(5)	(1)
∅ GSI ♀		1,40	1,76	3,42	7,29	10,75	2,51
(n)		(4)	(10)	(15)	(9)	(6)	(1)

Abb. 4 Entwicklung des GSI im Jahresverlauf, Renken



2.2.2. Makroskopisches Aussehen

a. männliche Tiere

Die Hoden der Renke liegen wie die des Seesaiblings dorsal in der Bauchhöhle, der Schwimmblase ventrolateral angelagert. Auch Form und Aussehen der Organe ähneln sich bei beiden Fischarten. Ihr Querschnitt ist dreieckig. Die Hoden der Renke sind ebenfalls langgestreckt, nehmen jedoch im Gegensatz zu denen des Saiblings nicht das ganze Jahr über die volle Länge der Bauchhöhle ein, sondern liegen im unreifen Zustand in deren kranialer Hälfte. Sie gehen in einen nadeldünnen Ausführungsgang über, der außerhalb der Laichzeit in etwa so lang ist wie der Hoden selbst. Die Gänge beider Seiten verbinden sich etwa auf Höhe des kaudalen Schwimmblasenendes zu einem gemeinsamen Endstück. Abweichend von den Verhältnissen beim Saibling war jedoch bei 2 im September sowie sämtlichen im Oktober

untersuchten Renken ($n = 6$) ein auffälliger Unterschied festzustellen: Der Hoden besteht aus 2 Teilen, einem kranial gelegenen Hauptstück und einem kaudal gelegenen etwa 2 cm langen, ovalen Schwanzstück. Dazwischen befindet sich ein ca. 3 cm langes, dünnes Verbindungsstück. Die beiden Teile gleichen sich in Farbe und Konsistenz. Wie die Hoden des Seesaiblings sind auch sie jetzt im Herbst beim Herannahen der Laichzeit weiß und brüchig. Der Hauptteil erreicht eine Stärke von 2 cm, der Schwanzteil von 7 mm. Im späten Frühjahr sind die Hoden dagegen dünn und weißlich, im August bleistiftstark und zartrosa bis weiß. Das Schwanzstück ist hier nicht vom Ausführungsgang unterscheidbar.

b. weibliche Tiere

Die Eierstöcke der Renke sind paarig und langgestreckt, sie liegen ventrolateral der Schwimmblase. Im Frühjahr sind die Ovarien dunkelgelb und kleintraubig. Die Oozyten sind homogen grieskorngroß. Im Juli sind die Follikel hirsekorngroß, überhaupt erinnert das Aussehen der Eierstöcke jetzt an Hirsekolben, ihre Farbe ist lachsrosa bis hellorange. Im August und September schlägt ihre Farbe in ein tiefes Orange um - am ehesten vergleichbar mit der Farbe einer Gelben Rübe (Karotte). Im Oktober sind die Ovarien brüchig und wieder etwas blasser. Ihre Höhe beträgt jetzt vor Beginn der Laichzeit bis zu 3 cm. Im Dezember fanden sich bei einer der 2 untersuchten Renken reife Eier frei in der Bauchhöhle. Der Durchmesser der Eizellen beträgt etwa 2 mm.

Wie beim Saibling ist kein Ovidukt vorhanden.

2.2.3. Mikroskopische Untersuchung

a. männliche Tiere

Der Ablauf des Spermatogenesezyklus ist bei allen in dieser Arbeit untersuchten Fischarten sehr ähnlich, das Aussehen der Keimzellen gleicht sich weitgehend. Um Wiederholungen zu vermeiden, werden deshalb im folgenden nur abweichende Befunde besonders beschrieben.

Der Hodenaufbau der Renke entspricht dem des Seesaiblings. Von einer Kapsel aus gehen Septen ins Innere und bilden so kleine Läppchen; in diesen befinden sich die Keimzellen. Sie unterliegen jah-

reszeitlichen Veränderungen.

Renken im Ruhestadium wurden im Juli und August angetroffen (Abb.5). Wie beim Saibling liegen nur Spermatogonien, Sertolizellen und einzelne Restspermien in den Tubuli; meist ist kein freies Lumen vorhanden.

Im formalinfixierten Schnitt wirken die Kerne der Spermatogonien dunkel und gleichmäßig. Sie sind von einem hellen Hof umgeben, die Zellgrenzen sind unklar.

Das Anbildungsstadium dauert vom Mai bis in den Spätherbst. Es beginnt mit dem Auftreten von Spermatozyten I, deren Aussehen - wie auch das der nachfolgenden Zellen - dem der entsprechenden Zellen beim Saibling gleicht, so daß es hier nicht nochmals beschrieben sei.

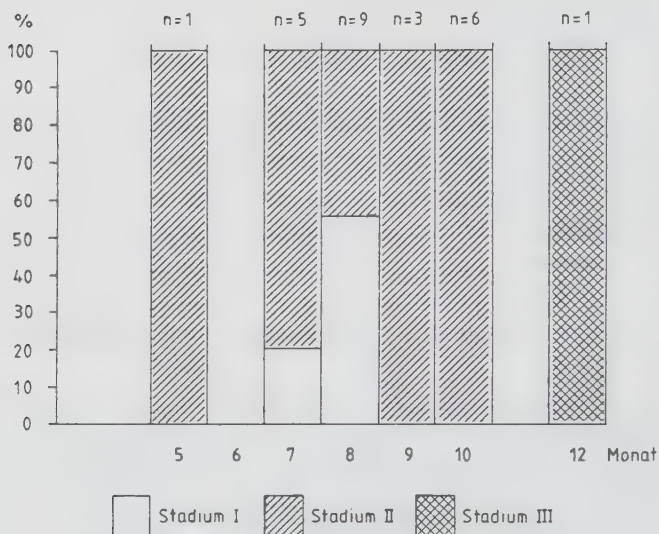
Auch bei der Renke liegen die Keimzellen stets in Gruppen, die sich im selben Entwicklungsstadium befinden, beisammen. Ab Oktober finden sich überwiegend Spermien in den Tubuli, doch wurden auch bei einer im Dezember gefangenen Renke (dem einzigen dem Stadium III zuzurechnenden Männchen unter den untersuchten Renken) noch Spermatozytennester in den ansonsten fast völlig mit Spermien gefüllten Tubuli gefunden. Da Renken im Winter und Vorfrühling laichen, einem Zeitraum also, in dem keine Fische aus dem Königssee zu bekommen waren und zudem alle im März und April gefangenen Renken weiblich waren, befand sich im Untersuchungsmaterial kein Männchen im Stadium IV, so daß keine Beschreibung davon gegeben werden kann.

Abbildung 5 zeigt den prozentualen Anteil der Stadien pro Monat.

Ausführungsgang

Auch bei der Renke verläuft entlang des Hodens ein Spermiansammelkanal, der mit einem flach- bis isoprismatischen Epithel ausgekleidet ist. Streckenweise scheint der Gang gekammert zu sein. Er wird von starken Blutgefäßen begleitet. Am kaudalen Hodenende weist der Gang ein hochprismatisches Epithel auf.

Abb. 5 Anteil (%) der Stadien I-III pro Monat bei Renken ♂



Pathologische Befunde

Eine der im August untersuchten Renken zeigte eine leichte Gonadenanomalie. Ein Hoden des Tieres ist völlig normal, beim anderen liegt inmitten von ansonsten unverändertem Hodengewebe eine einzelne praevitellogene Oozyte. Sie hat keinen Follikelsaum, macht davon abgesehen aber einen "normalen" Eindruck. Die Wand des Tubulus, in dem sich die Oozyte befindet, ist von verhältnismäßig wenigen Spermatogonien gesäumt, zwischen ihnen liegen einige Zellen mit dunklen, abgeflachten Kernen. Die benachbarten Tubuli weisen keine Besonderheiten auf. Die Hodenentwicklung entspricht der anderer Tiere des gleichen Fangmonats.

b. weibliche Tiere

Ähnlich wie die Eierstöcke des Saiblings sind auch die der Renke nicht vollständig von einer Kapsel umgeben. Auch bei ihnen entspringen keimepithelüberzogene Lamellen von einem kräftigen Bindegewebsstrang.

Von März bis August werden weibliche Renken im Stadium I angetroffen. Möglicherweise handelt es sich dabei jedoch z.T. um juvenile Tiere, da keine Anzeichen für vorangegangene Laichzeiten wie etwa Reste atretischer Eizellen zu finden sind und es sich um relativ kleine, leichte Tiere handelt (30 cm, <200 g). Doch wurden auch noch leichtere, bereits geschlechtsreife Tiere gefunden. Oogonien und praevitellogene Oozyten sehen aus wie beim Saibling, sind jedoch etwas kleiner. Die Fläche der Oozyten beträgt $0,03 \pm 0,012 \text{ mm}^2$, der Durchmesser durchschnittlich 0,15, maximal 0,2 mm.

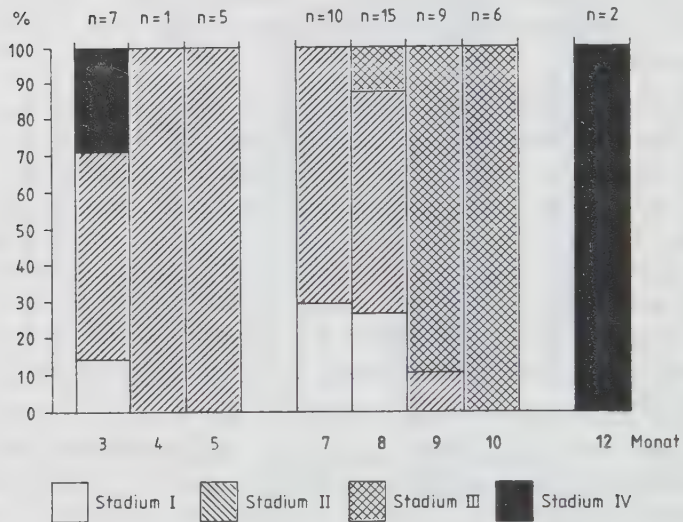
Das Anbildungsstadium dauert von März bis September. Ganz wie beim Saibling entstehen zunächst Vakuolen, dann Dotterpartikel. Kern und Plasma werden zunehmend eosinophil. Mit $0,17 \pm 0,11 \text{ mm}^2$ Fläche bei einem Durchmesser um 0,5 mm bleiben die Oozyten jedoch deutlich kleiner als vergleichbare Saiblingsoozyten.

Einzelne laichreife Weibchen werden bereits im August angetroffen; im September und Oktober befinden sich dann fast alle Weibchen im Stadium III. Die Eizellen sind nun voll eosinophiler, PAS-positiver Dotterkugeln. Der eosinophile Kern ist sternförmig ausgezogen und enthält nach wie vor zahlreiche kleine Nukleoli. Die Zona radiata ist etwa 12 μm stark. Reife Eizellen haben einen durchschnittlichen Durchmesser von 1,5, maximal 1,9 mm und eine Fläche von $1,47 \pm 0,22 \text{ mm}^2$ (maximal $1,95 \text{ mm}^2$).

Die Nachlaichzeit dauert von Dezember bis März. Wie beim Saibling sind einerseits prae- und frühvitellogene Oozyten zu sehen, andererseits kollabierte Follikel. Bei der Renke sind Follikelzellen nach der Ovulation hochprismatisch. Im März fällt eine starke Vaskularisierung der Ovarien auf. Die Follikelreste sind teilweise zu Ceroid-durchsetzten Zellhäufchen zusammengeschrumpft. Durchmesser und Fläche der Oozyten liegen zwischen denen des Stadiums I und II ($0,28 \pm 0,06 \text{ mm}$, $0,061 \pm 0,025 \text{ mm}^2$).

Den prozentualen Anteil der Stadien I bis IV pro Monat zeigt Abbildung 6.

Abb. 6 Anteil (%) der Stadien I-IV pro Monat bei Renken ♀



Pathologische Erscheinungen

Bei einer im März gefangenen Renke fanden sich neben normalen Oozyten im Ausbildungsstadium in gleicher Menge degenerierte Eizellen, reduziert zu einem lockeren Maschenwerk. In dieses sind einzelne Blut- und Follikelzellen sowie Fetttropfen ähnelnde leere Räume eingestreut. Darum herum liegt eine Kapsel aus hypertrophierten Follikelzellen.

3. Hecht, *Esox lucius* L.

3.1. Fische

Es wurden 40 Hechte untersucht, davon waren 24 männlich, 16 weiblich. Die Verteilung auf die Fangmonate zeigt Tabelle 1. Die Tiere waren sehr unterschiedlich groß und schwer (s. Tabelle 8). Ihr Alter lag zwischen sechs Monaten und sechs Jahren.

Von 12 im April gefangenen Hechten liegen keine Maßangaben vor, da die Tiere verwertet wurden, bevor eine Untersuchung möglich war, Fischermeister Amort aus St. Bartholomä hatte jedoch freundlicherweise Gonadenstücke konserviert, so daß sie histologisch untersucht werden konnten.

3.2. Gonaden

3.2.1. Meßwerte

a. männliche Tiere

Länge und Gewicht der Hoden sowie ihre relative Länge im Vergleich zur Körperlänge und der Gonadosomatische Index sind Tabelle 8 zu entnehmen. Da die Tiere enorm in der Größe variieren, werden die Einzelwerte aufgeführt, ab drei Tieren pro Monat auch Durchschnittswerte.

Es läßt sich erkennen, daß die Höchstwerte im April erreicht werden, dann ein scharfer Abfall erfolgt, gefolgt von einem langsamen Anstieg vor allem des Gonadengewichts im Sommer und Herbst. Was die relative Gonadenlänge anbelangt, ist keine eindeutige Tendenz erkennbar, abgesehen davon, daß der maximale Wert ebenfalls im April erreicht wird.

b. weibliche Tiere

Längen- und Gewichtsangaben der Ovarien stehen nur aus den Monaten Juli und Oktober zur Verfügung, zudem waren drei der im Oktober gefangenen Weibchen juvenil. Trotzdem ist ein Anstieg aller Größen (mit Ausnahme der absoluten Gonadenlänge) im Oktober gegenüber dem Juli feststellbar.

Absolute und relative Längen- und Gewichtsangaben sind Tabelle 8 zu entnehmen. Der höchste GSI-Einzelwert lag mit 5,86 im Oktober.

Tab.8 : Körper- und Gonadenlänge und -gewicht der Hechte sowie relative Gonadenlänge und GSI

a. männliche Tiere

Monat	Länge in cm	Gewicht in g	Gonadenlänge absolut in cm		Gonadenlänge relativ %		Gonadengewicht absolut in g		GSI
			li	re	li	re	li	re	
März	61,0	2290,0	18,0	19,0	29,5	31,1	-	-	-
	55,0	2280,0	13,0	13,0	23,6	23,6	-	-	-
	44,0	540,0	10,0	10,0	22,7	22,7	-	-	-
$\bar{x}$			13,7	14,0	25,3	25,8			
April	67,0	2210,0	29,0	25,0	43,3	37,3	29,0	29,5	2,64
Mai	37,0	260,0	11,0	10,7	29,7	28,9	0,53	0,7	0,58
Juni	37,5	320,0	12,8	15,5	34,1	36,6	1,32	1,22	0,79
Juli	44,0	425,0	12,5	12,5	28,4	28,4	1,2	1,15	0,55
Okt.	15,0	14,0	4,5	4,5	30,0	30,0	-	-	-
	15,3	14,8	5,0	5,0	32,7	32,7	0,02	0,02	0,20
	41,5	370,0	15,0	15,0	36,1	36,1	3,75	3,2	1,88
	72,0	2370,0	26,0	26,0	36,1	36,1	20,0	29,3	2,08
	67,0	2026,0	23,0	24,0	34,3	35,8	24,2	24,9	2,42
	28,5	127,4	10,0	9,0	35,1	31,6	0,1	0,3	0,31
$\bar{x}$			13,9	13,9	34,6	34,3	8,64	10,25	1,46

b. weibliche Tiere

Juli	52,0	785,0	16,0	17,0	30,8	32,7	1,9	1,95	0,49
	55,0	860,0	11,0	11,0	20,0	20,0	3,33	3,18	0,77
	62,0	1490,0	21,0	19,0	33,9	30,6	4,6	3,52	0,54
$\bar{x}$			16,0	15,7	28,2	27,8	3,27	2,88	0,6
Okt.	67,0	1925,0	23,0	22,0	34,3	32,8	57,0	55,8	5,86
	67,0	2000,0	25,0	25,5	37,3	38,1	38,2	44,2	4,12
	26,2	99,5	9,5	9,0	36,3	34,3	0,1	0,1	0,2
	18,7	33,7	8,0	8,0	42,8	42,8	-	-	-
	42,0	392,0	13,0	14,0	31,0	33,3	4,1	4,0	2,07
	12,0	8,0	4,5	4,5	37,5	37,5	-	-	-
	51,0	830,0	21,0	21,0	41,2	41,2	11,32	15,13	2,95
$\bar{x}$			14,9	14,9	37,2	37,2	15,81	17,03	3,75

3.2.2. Makroskopisches Aussehen

a. männliche Tiere

Die Hoden des Hechtes sind wie die der anderen bisher genannten Fische paarig und langgestreckt. Sie liegen ventrolateral der Schwimmblase. Ihr Querschnitt ist annähernd dreieckig.

Im Frühling, zu Beginn und während der Laichzeit, sind die Hoden weiß und brüchig. Bei Berührung sondern sie eine milchige Flüssigkeit ab. Im Mai sind sie schlaff, dünn und blaß fleischfarbig, im Juli weißlich bis beige. Im Oktober sind sie wieder weiß; ihr Umfang nimmt zu.

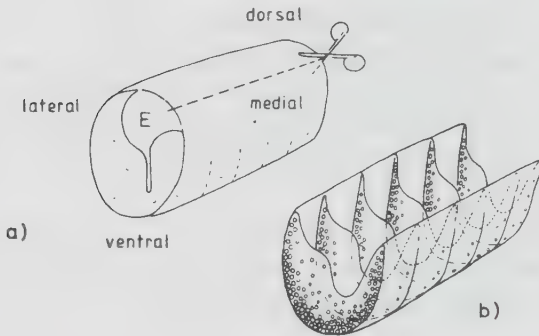
Auch beim Hecht setzt sich der Hoden kaudal in einen Ductus deferens fort, der sich mit dem der anderen Seite zu einem ca. 1 - 2 cm langen, gemeinsamen Endstück verbindet.

b. weibliche Tiere

Die Eierstöcke des Hechtes sind ebenfalls paarig und langgestreckt, ihre Lage entspricht derjenigen der Hoden. Die Eierstöcke sind von einer kräftigen Bindegewebetskapsel und einem Peritonealüberzug umgeben. Im Innern dieser Kapsel befinden sich zahlreiche, querstehende Lamellen. Ihre Basis verläuft von dorsolateral über ventral nach medial. Die Form der Lamellen gleicht einem Hufeisen mit ungleichlangen, breiten Schenkeln, die sich innen berühren (Abb.7). Die Lamellen füllen das Lumen des Ovarialsackes weitgehend aus; nur dorsomedial bleibt ein spaltförmiger Raum frei, er dient als Eileiter. Er setzt sich am kaudalen Eierstockende fort und mündet in einer separaten Öffnung.

Im April, zur Laichzeit, füllen die Ovarien die Körperhöhle weitgehend aus. Die Wände der Ovarien sind maximal gedehnt und durchscheinend, die orange-gelben, ca. 2 mm im Durchmesser großen Eizellen scheinen herausquellen zu wollen. Im Juli sind die Eierstöcke bedeutend kleiner, kompakter und einheitlich orange. Im Oktober hat ihre Größe wieder zugenommen. Die Oozyten zeichnen sich deutlich durch die Kapsel hindurch ab, sie sind hellorange und stecknadelkopfgroß.

Abb.7: Schematische Darstellung eines Eierstocks beim Hecht
a. Segment aus einem geschlossenen Ovar, E = Eileiter
b. Gonade dorsal durch einen Längsschnitt eröffnet und leicht aufgeklappt



3.2.3. Mikroskopische Untersuchung

a. männliche Tiere

Der Hodenaufbau des Hechtes gleicht dem von Renke und Saibling. Bindegewebssepten teilen das Organ in Läppchen, diese sind mit Keimzellen gefüllt.

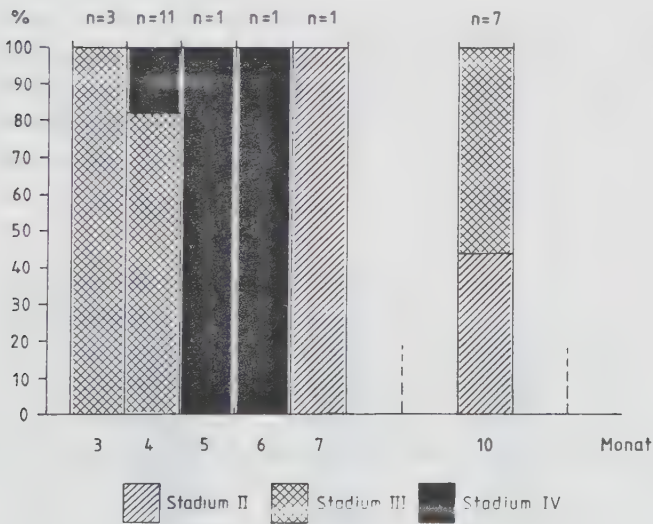
Von den 24 untersuchten männlichen Tieren befand sich keines im Ruhestadium. Im Anbildungsstadium wurden der einzige im Juli und 3 der 7 im Oktober gefangenen Hechte angetroffen. Von letzteren hatten zwei ein Gewicht von 15 g, sind also als Jugendliche zu betrachten. Bei ihnen und dem im Juli gefangenen Tier sind vergleichsweise viele Rundzellansammlungen in den Tubuli zu beobachten. Bei diesen Tieren liegen die Spermatozyten I und II relativ locker verstreut, nicht in kompakten Zellgruppen, in den Tubuli. Die Spermatogenese scheint erst anzulaufen, wenn auch schon Spermienchwärme festzustellen sind. Der adulte im Oktober gefangene Hecht zeigt das gewohnte Bild des späten Stadiums II mit großen Spermienmassen in den Tubuli und randständigen Spermatozytengruppen, vor allem in peripher gelegenen Tubuli.

Das Reifestadium dauert von Oktober bis April. Spermienmassen füllen die Tubuli. In engem Kontakt zur Wand liegen Spermatogonien und Sertolizellen. Die samenableitenden Wege sind mit iso- bis hochprismatischen Epithelzellen ausgekleidet, die blasse, basalständige Kerne und unregelmäßige Zytoplasmaausläufer besitzen.

Abgelaichte Hechte wurden im April, Mai und Juni angetroffen. Das Hodenbild gleicht dem von Saiblingen und Renken im Nachlaichstadium. Spermiengrüppchen liegen in den Tubuli, regional beginnt wieder die Vermehrung der Spermatogonien.

Die monatliche Verteilung der Stadien zeigt Abbildung 8.

Abb.8 Anteil (%) der Stadien II-IV pro Monat bei Hechten ♂



Pathologische Erscheinungen

Bei drei der 24 untersuchten männlichen Hechte war eine Gonadenanomalie, vergleichbar mit der bei einer Renke beschriebenen, zu finden: Zwischen dem Hodengewebe sind in einem Fall eine, in den weiteren Fällen 4 bzw. 6 einzelnliegende Oozyten zu sehen.

Eines der Tiere wurde im März gefangen. Es war 44 cm lang und 540g schwer. Es befand sich im Stadium III, dem für die Jahreszeit physiologischen Zustand. Selbst in direkter Nachbarschaft der Oozyten befinden sich große Mengen reifer Spermien, es ist keinerlei Beeinträchtigung der männlichen Keimzellen festzustellen. Die Oozyten sind praevitellogen, also nicht der Jahreszeit gemäß herangereift. Sie haben keine Follikelzellen, wirken davon abgesehen jedoch normal. Die beiden anderen betroffenen, im Oktober gefangenen Hechte wogen erst 15 g, waren aber, wie bereits erwähnt, schon im Anbildungsstadium. Ein geringer Entwicklungsrückstand der Gonaden gegenüber anderen Tieren des gleichen Fangmonats liegt vor. Das Hodengewebe in unmittelbarer Nähe der Oozyten unterscheidet sich nicht von entfernter gelegenen. Die Oozyten sind ebenfalls praevitellogen und ohne Follikelsaum.

b. weibliche Tiere

Abweichend von den Verhältnissen bei Saibling und Renke sind beim Hecht die Eierstöcke von einer kräftigen Bindegewebskapsel umgeben. Von ihr aus ziehen Lamellen ins Innere des Organs, sie sind mit Keimepithel überzogen. Der lamellenfreie dorsomediale Wandbezirk ist mit einem hochprismatischen Epithel ausgekleidet. Dieses flacht sich am Übergang zu den Lamellen ab und geht fließend in das Keimepithel über.

Wie bei den bisher genannten Fischarten lassen sich im Verlauf des Jahres vier verschiedene Stadien beobachten. Das Stadium I wurde bei einem adulten Tier im Juli und bei 3 juvenilen Weibchen (Gewicht unter 100 g) im Oktober festgestellt. Wie bei Renke und Saibling sind nur Oogonien und praevitellogene Oozyten zu sehen. Letztere haben einen Durchmesser von $0,2 \pm 0,03$ mm sowie eine Fläche von durchschnittlich $0,02$, maximal $0,08$ mm². Im Juli und Oktober

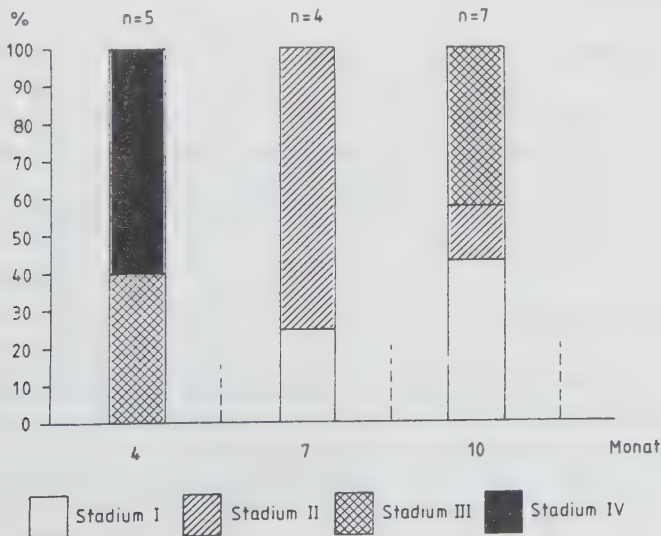
wurden Hechtweibchen im Anbildungsstadium angetroffen. Auch in diesem Stadium gleichen die Oozyten denen von Saibling und Renke. Der eosinophile Kern ist von basophilen Zacken umgeben. Schaumig aussehendes, zunächst noch basophiles Zytoplasma strahlt zwischen Vakuolen und Dotterkügeln ein. Zona radiata, Follikel- und Thekazellen säumen die Oozyte. Die Schicht der Dottergranula verbreitert sich allmählich, peripher liegen nach wie vor Vakuolen. Der Oozytendurchmesser beträgt $0,71 \pm 0,25$ mm, die Fläche liegt im Mittel bei 0,19, maximal bei $0,64 \text{ mm}^2$. Im Oktober und April wurden weibliche Tiere im Reifestadium gefangen. Die Eizellen haben einen Durchmesser zwischen 1,6 und 2,1 mm und Flächen von bis zu $2,8 \text{ mm}^2$ erreicht. Die Zellen sind voll Dotterkugeln und -granula; der eosinophile Kern ist von basophilen Zacken umgeben. Zwischen den reifen Eizellen liegen praevitellogene Oozyten.

Unter den im April gefangenen Weibchen befanden sich auch bereits abgelaichte Tiere.

Zwischen den gefalteten Follikeln, die z.T. amorphes Material beinhalten, liegen prae- und frühvitellogene Oozyten. Am Zylinderepithel des im Bereich der Gonade ebenfalls gefalteten Ovidukts sind deutlich Flimmerhärchen zu erkennen.

Den prozentualen Anteil der Gonadenstadien pro Monat zeigt Abbildung 9.

Abb. 9 Anteil (%) der Stadien I-IV pro Monat bei Hechten ♀



4. Elritze, Phoxinus phoxinus L.

4.1. Fische

Es wurden 92 Elritzen untersucht, davon waren 80 Tiere weiblich, 12 männlich. Elritzen standen nicht regelmäßig zur Verfügung, da sie nur elektrisch zu fangen waren und die Möglichkeit dazu nicht ständig bestand. Die Verteilung der Fische auf die Fangmonate zeigt Tabelle 1. Länge und Gewicht der Elritzen gehen aus Tabelle 9 hervor.

Tab.9: Längen- und Gewichtsverteilung der Elritzen (n = 92)

	$\bar{x}$	s	min	max
Länge in cm	7,5	0,9	4,9	10,5
Gewicht in g	3,30	1,30	0,70	8,44

Eine Altersbestimmung wurde nicht durchgeführt. Alle Fische waren geschlechtsreif. Nach FROST (1943) sind Elritzen über 4 cm Länge (gemessen vom Kopf bis zur Gabelung der Schwanzspitze) fortpflanzungsfähig, sie können jedoch auch über 10 cm lang werden (LADIGES & VOGT, 1965).

4.2. Gonaden

4.2.1. Meßwerte

Aufgrund der geringen Größe der Tiere (das Körpergewicht liegt z.T. unter einem Gramm) war das Messen und Wiegen der Gonaden mit Schwierigkeiten verbunden. Teilweise wurden die Fische in toto fixiert, dann unterblieben die metrischen Organuntersuchungen zugunsten der histologischen.

a. männliche Tiere

Länge und Gewicht der Hoden zeigt Tabelle 10. Die Berechnung beruht auf den Werten von nur 6 Fischen, die alle in der Laichzeit (Mai und Juni) gefangen wurden. Die Gonadenlänge beträgt in dieser Zeit etwas mehr als ein Viertel der Körperlänge, im Mai durchschnittlich 26,26%, im Juni 28,26%.

Auch GSI-Werte liegen nur aus den Monaten Mai und Juni vor, sie betragen durchschnittlich 4,09 bzw. 4,27, der Maximalwert liegt bei 5,26.

b. weibliche Tiere

Länge und Gewicht der Eierstöcke von 33 Tieren sind Tabelle 10 zu entnehmen. Die Messungen stammen aus den Monaten April bis Juli, fallen damit also weitgehend in die Laichzeit. Zwischen den Meßwerten der ersten 3 Monate sind nur geringe Unterschiede festzustellen; im Juli ist das Gonadengewicht auf etwa die Hälfte desselben in den Vormonaten reduziert. Die relative Gonadenlänge liegt im April bei durchschnittlich 33,6%, im Mai bei 28,76% und im Juni bei 32,81%. Der höchste Wert wurde mit 41% im April erreicht. Die durchschnittlichen und maximalen GSI-Werte zeigt Tabelle 11.

Tab.10: Gonadenlänge und -gewicht der Elritzen (absolut)

		weibliche Tiere (n = 33)				männliche
		April	Mai	Juni	Juli	Mai/Juni
Anzahl (n)		12	9	9	3	6
Gonadenlänge	li	2,36	2,19	2,07	-	1,78
(in cm)	re	2,46	2,28	2,16	-	1,76
Gonadengewicht	li	0,25	0,19	0,27	0,09	0,04
(in g)	re	0,25	0,20	0,25	0,09	0,05

Tab.11: GSI-Werte der weiblichen Elritzen

	April	Mai	Juni	Juli
Ø GSi	14,04	17,40	15,80	7,83
max. GSI	20,69	20,69	20,00	13,86
(n)	(12)	(9)	(9)	(3)

4.2.2. Makroskopisches Aussehen

a. männliche Tiere

Die Hoden der Elritze sind paarige, langgestreckte Organe, die weitgehend ventral der Schwimmblase gelegen sind. Ihr Querschnitt ist dreieckig bis oval. Während der Laichzeit im Frühling und Frühsommer sind die Hoden etwa bleistiftminenstark, weiß und milchig. Im Juli sind sie fadendünn und durchscheinend. Im Oktober erreichen sie die Dicke einer Nadel. Der Ausführungsgang ist makroskopisch kaum auffindbar.

b. weibliche Tiere

Die Eierstöcke der Elritze sind ebenfalls paarige, langgestreckte Organe. Im reifen Zustand füllen sie die Bauchhöhle weitgehend aus. Die Ovarien sind in dieser Zeit (April bis Juni) hellgelb bis orange, weich und sehr brüchig. Sie erinnern wie die der Renke an Hirssekolben. Die Größe der einzelnen Oozyten ist aber weniger einheitlich als bei der Renke. Der maximale Durchmesser der Eizellen beträgt 1,5 mm. Im Juli ist die Größe der Gonaden bei den meisten Tieren bereits wieder erheblich reduziert. Im Oktober sind die Ovarien etwa bleistiftminenstark und kompakt.

Kaudal geht jeder Eierstock in einen Ovidukt über, der sich mit dem der Gegenseite zu einem gemeinsamen Endstück verbindet, dieses mündet in einer separaten Öffnung hinter dem After.

4.2.3. Mikroskopische Untersuchung

a. männliche Tiere

Der Hodenaufbau der Elritze entspricht dem der bisher genannten Fischarten. Gelegentlich finden sich bei der Elritze Einlagerungen eines schwarzen Pigments im Bauchfellüberzug oder im Interstitium.

Da von den 92 untersuchten Elritzen nur 12 männlich waren, ist es schwer, die Zeitdauer der einzelnen Gonadenstadien festzulegen. Lediglich eines der untersuchten Tiere (es wurde im Juli gefangen) befand sich im Stadium I. Blasse primäre Keimzellen säumen die Tu-

buli und füllen ihr Lumen weitgehend aus. Vereinzelt finden sich die beim Saibling beschriebenen Rundzellansammlungen zwischen den Keimzellen in den Tubuli.

Ein weiteres Tier wurde im Oktober gefangen, es war dem Stadium II zuzuordnen, zeigt aber ein bislang ungewohntes Bild: Von Spermatogonien abgesehen, sind nur in Gruppen gelegene primäre Spermatozyten zu sehen. Spätere Spermatogenesezellen fehlen.

Die übrigen 10 Männchen wurden im Mai und Juni, der üblichen Laichzeit der Elritzen, gefangen. Drei dieser Fische zeigen das typische Bild des Anbildungsstadiums, in dem alle Zellen des Spermatogeneseyklus nebeneinander vorkommen. Bei den restlichen 7 Elritzen trifft das partiell ebenfalls zu. Vor allem kranial und ventral, z.T. aber auch ohne ersichtliches Verteilungsmuster finden sich Hodenregionen, die das Bild des frühen Anbildungsstadiums zeigen; daneben fallen aber auch unterschiedlich große Spermienansammelräume auf, die bis zur Hälfte der Hodenfläche einnehmen können. Bei diesem Samenzellenreservoir handelt es sich - neben dem auch bei den anderen Fischarten entlang der Gonade verlaufenden Sammelkanal - einerseits um stark dilatierte Tubuli, andererseits um kaudale Hodenbezirke. Diese bilden ein Kavernensystem, das mit iso- oder hochprismatischem, dann flimmerndem Epithel ausgekleidet und damit dem Ausführungssystem zuzurechnen ist.

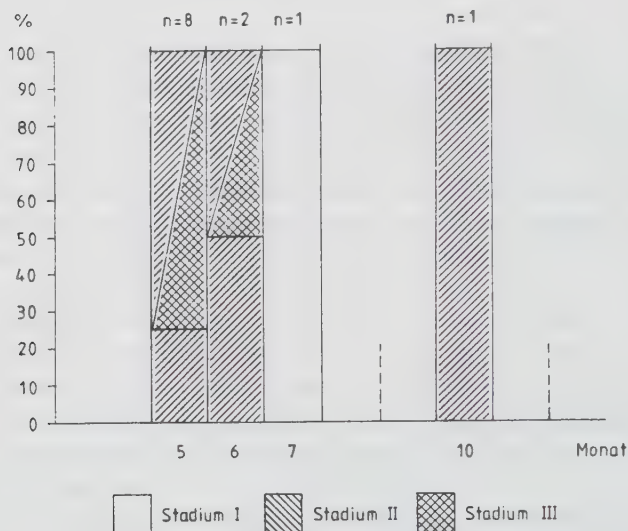
Einzelne Partien des Sammelsystems enthalten nur geringe Spermienmengen, sie gleichen dem Stadium IV anderer Fischarten. Im typischen Nachlaichstadium wurde keine der 12 untersuchten Elritzen gefunden.

Manche Elritzen lassen sich von daher nicht nach dem Schema der vier Stadien einteilen, da sie bis zu drei Stadien gleichzeitig enthalten. In Abbildung 10 ist versucht, dieses Phänomen darzustellen.

Das Epithel des Ausführungsgangsystems wurde im Zusammenhang mit den Sammelräumen bereits beschrieben, es setzt sich im Ductus deferens fort.

Pathologische Erscheinungen wurden nicht festgestellt.

Abb 10 Anteil (%) der Stadien I-III pro Monat bei Elritzen ♂



b. weibliche Tiere

Die Ovarien der Elritze sind wie die des Hechtes vollständig von einer Bindegewebskapsel umgeben. Diese ist jedoch dünn. Der Peritonealüberzug ist teilweise schwarz pigmentiert. Feinste Bindegewebslamellen ziehen ins Innere, an ihnen sind die Oozyten aufgereiht. Frühere Entwicklungsstadien "sitzen" bevorzugt, aber nicht ausschließlich peripher, reifere Zellen mehr in der Mitte der Lamelle. Wie beim Hecht verläuft dorsomedial im lamellenfreien Raum der mit hochprismatischem, flimmerndem Epithel ausgekleidete Eileiter.

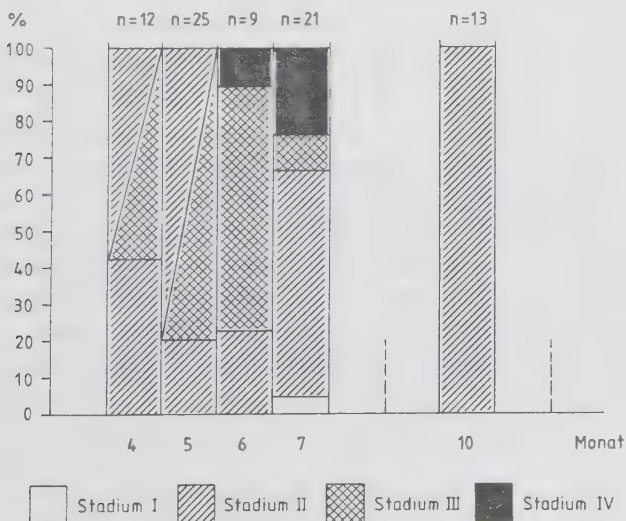
Ähnlich wie bei den männlichen Elritzen gestaltet sich die Einteilung des histologischen Bildes in Stadien auch bei den Weibchen zeitweilig schwierig. Das Ruhestadium unterscheidet sich in keiner Weise vom bislang dazu gesagten. Allerdings wurde nur ein Tier darin angetroffen und zwar im Juli. Der Durchmesser der Oozyten liegt im Durchschnitt bei $0,15 \pm 0,02$ mm, die Fläche bei durchschnittlich $0,014$, maximal bei $0,062$ mm².

Auch das frühe Stadium II, das im Oktober und Juli beobachtet wurde, entspricht dem der anderen Fischarten. Allerdings fällt im Juli die vergleichsweise große Zahl atretischer Eizellen zwischen den frühvitellogenen Oozyten auf. Im April und Mai befindet sich knapp die Hälfte bzw. ein Fünftel der Tiere im Stadium II. Die Oozyten haben einen Durchmesser zwischen 0,5 und 1 mm und eine Fläche von durchschnittlich 0,2 mm². Die andere Hälfte der Elritzen im April wie auch drei Viertel der Tiere im Mai lassen sich weder eindeutig dem Stadium II noch dem Stadium III zuordnen. Neben reifen Eizellen mit einem Durchmesser bis zu 1,5 mm und ausgeprägter Zona radiata sowie massenhaft Dotterkörnchen liegen in gleicher Zahl kleinere, noch nicht ausgereifte, in Anbildung begriffene Oozyten.

Im Juni zeigen zwei Drittel der Elritzen das "normale" Reifestadium, bei anderen liegen verstreut zwischen reifenden Oozyten einige post-ovulatorische Follikel. Im Juli ist bei einem Viertel der Tiere dieses "partielle Nachlaichstadium" anzutreffen, in dem zwischen vitellogenen Oozyten, die möglicherweise noch in derselben Saison ausreifen, Spuren bereits erfolgter Ovulationen zu sehen sind. Ein "klassisches" Nachlaichstadium wurde nicht beobachtet.

Abbildung 11 zeigt den Anteil der Stadien in den einzelnen Monaten.

Abb. 11 Anteil (%) der Stadien I-IV pro Monat bei Elritzen ♀



Pathologische Erscheinungen

Bei einer Elritze im Mai wurde die Degeneration aller reifen Eizellen festgestellt. Formverlust der Zellen, Durchmischung von Kern- und Plasmabestandteilen und Auflösung der Eihüllen sind zu beobachten.

5. Barsch, *Perca fluviatilis*

5.1. Fische

Es wurden 134 Barsche untersucht, davon waren 45 männlich 89 weiblich. Die Verteilung der Fische auf die Fangmonate zeigt Tabelle 1. Länge und Gewicht der Barsche sind Tabelle 12 zu entnehmen. Das Alter der Tiere lag meist zwischen 5 und 10 Jahren.

Tab.12: Längen- und Gewichtsverteilung der Barsche (n = 134)

	$\bar{x}$	s	min	max
Länge in cm	18,55	4,21	10	29
Gewicht in g	92,45	71,18	12,2	333

5.2. Gonaden

5.2.1. Meßwerte

a. männlich

Da Barsche infolge der Verwachsung der kaudalen Abschnitte ihrer Hoden nur einen, dafür zweischenkigen Hoden haben, erfolgt keine Trennung der Meßwerte nach rechter und linker Seite. Absolute und relative Länge sowie Gewicht der Hoden gehen aus Tabelle 13, der Gonadosomatische Index aus Tabelle 14 hervor. Der GSI im Jahresverlauf ist in Abbildung 12 dargestellt.

Die Gonadenlänge ist von April bis Juni (also während der Laichzeit und noch etwas über diese hinaus) annähernd konstant, dann erfolgt ein scharfer Abfall im Juli. Im August steigt die Gonadenlänge bereits wieder an. Das Hodengewicht ist dagegen bereits im Juni reduziert und erreicht seinen tiefsten Wert im August. Die maximalen Werte (Durchschnitt der Fische eines Fangmonats) für alle Meßgrößen werden im Oktober gefunden, lange vor der nächsten Laichzeit. Der höchste GSI-Wert eines Einzeltiers wurde jedoch in der Laichzeit (Mai) festgestellt.

b. weibliche Tiere

Im Gegensatz zu den bisher genannten Fischarten besitzt der Barsch nur einen Eierstock, da die paarigen Anlagen in der Embryonalzeit zu einem Organ verschmelzen. Absolute und relative Länge und Gewicht des Eierstocks im Monatsmittel sind in der Tabelle 13 aufgeführt. Die durchschnittlichen GSI-Werte sind Tabelle 14 zu entnehmen. Der Jahresverlauf des Gonadosomatischen Index geht aus Abbildung 12 hervor. Höchstwerte für alle Meßgrößen werden in der Laichzeit (April, Mai) erreicht. Das Ovargewicht kann bei einzelnen Tieren fast ein Drittel des Körpergewichts ausmachen (maximaler GSI-Wert: bei einem im Mai gefangenen Tier 32,69). Im Juni, Juli und August beträgt die Gonadenlänge nur noch die Hälfte, das Gewicht ein Zehntel der Werte der Vormonate. Im Oktober erfolgt wieder ein Anstieg, wenn auch lange nicht so ausgeprägt wie bei den männlichen Tieren.

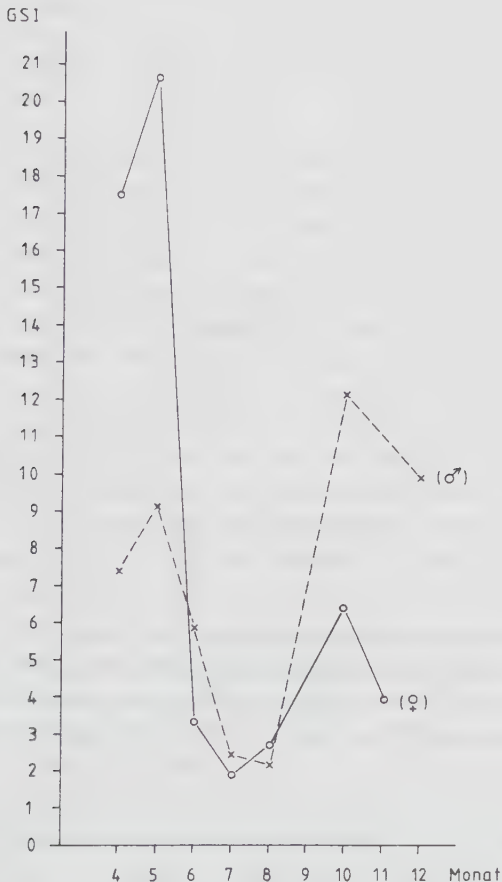
Tab.13: Durchschnittliche Meßwerte der Gonaden pro Monat, Barsche

	Apr	Mai	Juni	Juli	Aug	Okt	Nov	Dez
<u>männliche Tiere</u> (n)	6	7	5	14	9	3	0	1
Gonadenlänge absolut	4,5	4,3	4,3	2,5	3,0	6,3	-	-
Gonadenlänge relativ	22,6	24,5	24,0	16,4	20,3	29,1	-	-
Gonadengewicht	7,65	7,42	3,41	0,66	0,38	17,67	-	12,4
<u>weibliche Tiere</u> (n)	13	27	4	13	10	16	4	0
Gonadenlänge absolut	6,1	5,5	2,9	1,7	2,4	4,2	3,4	-
Gonadenlänge relativ	26,6	29,3	14,6	11,6	14,8	18,7	14,8	-
Gonadengewicht	30,08	22,41	3,09	0,75	0,68	8,83	5,68	-

Tab.14: Durchschnittliche GSI-Werte pro Monat, Barsche

	Apr	Mai	Juni	Juli	Aug	Okt	Nov	Dez
♂ GSI ♂ (n)	7,43 (6)	9,1 (7)	5,84 (5)	2,47 (14)	2,17 (4)	12,20 (3)	- (0)	9,92 (1)
♂ GSI ♀ (n)	17,49 (12)	20,64 (27)	3,32 (4)	1,92 (13)	2,63 (7)	6,43 (16)	3,90 (4)	- (0)

Abb 12 Entwicklung des GSI im Jahresverlauf, Barsche



5.2.2. Makroskopisches Aussehen

a. männliche Tiere

Die Hoden von Barschen unterscheiden sich prinzipiell von denen der bisher beschriebenen Fischarten. Weder sind sie langgestreckt noch in ihrer gesamten Länge voneinander getrennt, vielmehr sind die beiden Hoden etwa ab ihrer Mitte durch Gekröse verbunden und an ihren kaudalen Enden bindegewebig miteinander verwachsen. Das hinterste

Organstück ist unpaar. Die Kranialenden liegen dicht beisammen. Die Hoden sind unregelmäßig gelappt, beide Hälften zusammen haben die Form eines halbierten Walnußkerns. Ihr Querschnitt im verwachsenen Bezirk ist schmetterlingsförmig. In der Regel sind rechte und linke Hälfte annähernd gleich lang.

Die Hoden befinden sich im kaudalen Teil der Bauchhöhle. Das Hinterende der Hoden liegt dorsal des Darms, kranioventral der Harnblase. Während sich unreife Hoden nur etwa bis zur Mitte der Bauchhöhle erstrecken, reichen sie im April und Mai bis zu deren kranialem Ende. Jetzt in der Laichzeit drängt sich der Vergleich mit Gehirnhemisphären auf. Die weißen, voluminösen Hodenlappen sind durch teilweise tiefeinschneidende Furchen partiell voneinander getrennt. Die Hoden sind sehr brüchig und sondern bei Berührung eine milchige Flüssigkeit ab. Das trifft auch noch für 80% der Tiere im Juni zu. Im Juli ist die Größe der Hoden bei den meisten Barschen erheblich reduziert; die Farbe schwankt bei den einzelnen Tieren zwischen Bläßrosa, Beige und Grauweiß. Im August sind die Hoden weißlich, im Oktober und Dezember nehmen sie wieder das hirnwindungsähnliche Aussehen an.

Die Spermiensammelgänge verlaufen zunächst seitenweise getrennt, im tief eingeschnittenen, medial gelegenen Hilus, dann vereinigen sie sich im unpaaren Endteil des Hodens zu einem gemeinsamen Gang. Dieser verläßt den Hoden als nur ca. 1/2 cm langer Gang und mündet in die Urogenitalöffnung.

b. weibliche Tiere

Der Barsch verfügt nur über einen Eierstock, der zudem in seinem Aussehen erheblich von den Ovarien der bisher besprochenen Fischarten abweicht. Es handelt sich bei ihm um ein pflaumenförmiges Organ, das median im hinteren Teil der Bauchhöhle liegt. Kaudal verzüngt sich der Eierstock zu einem nur wenige Millimeter langen Eileiter, der in der Urogenitalöffnung mündet.

Der Eierstock ist von einer kräftigen Kapsel umgeben, von ihr aus ziehen Lamellen ins Innere. Sie entspringen wie beim Hecht quer oder leicht schräg zur Längsachse des Ovars. Die Lamellen sind dreieckig geformt, jeweils 2 oder 3 von ihnen setzen auf einer Linie an, dabei bildet ihre Basis einen vollen Kreis. Anders als beim

Hecht verbleibt also kein lamellenfreier Raum. Der intraovarielle Abschnitt des Eileiters verläuft zentral. Die Lamellen sind höher als der Radius des Ovars, sie können deshalb nicht senkrecht zur Wand stehen, sondern neigen sich nach kaudal. In der Laichzeit im April und Mai füllt das Ovar die Bauchhöhle weitgehend aus. Seine Breite und Höhe betragen etwa zwei Drittel seiner Länge. Die maisgelben, bis 1,2 mm durchmessenden Eizellen schimmern durch die gedehnte Wand. Im Juni ist der Eierstock etwa haselnußgroß, schlaff und undurchsichtig blaßrosa. Im Juli und August ist der Eierstock zartrosa bis elfenbeinfarbig und glasig. Allmählich nimmt sein Umfang wieder zu. Im Oktober und November schlägt die Farbe wieder ins Hellgelbe um. Die Oozyten sind grieskorngroß.

5.2.3. Mikroskopische Untersuchung

a. männliche Tiere

Der innere Aufbau des Hodens unterscheidet sich beim Barsch von den bisher genannten Fischarten. Während bei diesen die Tubuli unregelmäßig und mehr oder weniger ungerichtet verlaufen, ist beim Barsch ein klarer Bauplan erkennbar: Betrachtet man einen Querschnitt durch den Hoden, so ist ein fächerartiges Septensystem zu erkennen, die dadurch gebildeten, geradlinig verlaufenden Tubuli konvergieren zum Ductus deferens hin. Dieser radiäre Aufbau ist durch alle Stadien hindurch zu verfolgen.

Das Ruhestadium wird im Juli und August angetroffen. Die Spermato gonien liegen von Sertolizellen begleitet in den Tubuli. Bei einzelnen Tieren sind in zentral gelegenen Hodenbezirken alle Tubuli mit hochprismatischen, blassen Zellen ausgekleidet, deren Zytoplasma zahlreiche Vakuolen enthält und dadurch schaumig aussieht. Die Kerne sind oft undeutlich. Teilweise scheinen die Zellen zu degenerieren, es ist keine Abgrenzung einzelner Zellen mehr möglich. Häufig liegen Restspermien in den Lumina der Tubuli, die mit den blasigen Zellen gesäumt sind. Bei einigen Tieren nehmen die Tubuli mit den blassen Zellen den größten Teil der Hodenfläche ein, nur peripher sind Keimzellen zu sehen. Höchstwahrscheinlich handelt es sich bei den blasigen Zellen um modifizierte Sertolizellen.

Das Stadium II dauert von Juli bis Oktober. Innerhalb des Hodens ist ein deutliches Reifungsgefälle zu beobachten, peripher liegen

nur Spermatogonien, nach innen zu ihre Folgestadien, zentral werden anfangs noch blasige Zellen gefunden. Innerhalb eines Tubulus sind die jüngeren Stadien entlang der Wand aufgereiht, Spermien befinden sich zentral im Lumen. Sie liegen oft "büschelweise" Schwanz an Schwanz in Knäueln oder Wirbeln. Ihre Köpfe sind oval bis nierenförmig.

Das Reifestadium beginnt im Oktober und dauert bis zum Juni. (Bei einem Tier waren auch im Juli die meisten Tubuli noch prall voll Spermien, peripher entsprach die Gonadenentwicklung jedoch dem Stadium II.) Wie bei den anderen Fischarten sind die Tubuli im Stadium III voll Spermien, peripher liegen z.T. Spermatogoniennester. Die Sammelgänge sind mit hochprismatischem Epithel ausgekleidet.

Abgelaichte Barsche (Stadium IV) werden im Juni und Juli angetroffen. Periphere Tubuli werden zuerst entleert, zentral sind oft noch beträchtliche Spermienmassen zu sehen. Viele Tubuli sind mit blasigen Zellen ausgekleidet, die nicht ausgestossene Spermien phagozytieren. In den Außenbezirken beginnt die Spermatogonienvermehrung. Die Verteilung der Stadien I-IV in den einzelnen Monaten zeigt Abbildung 13.

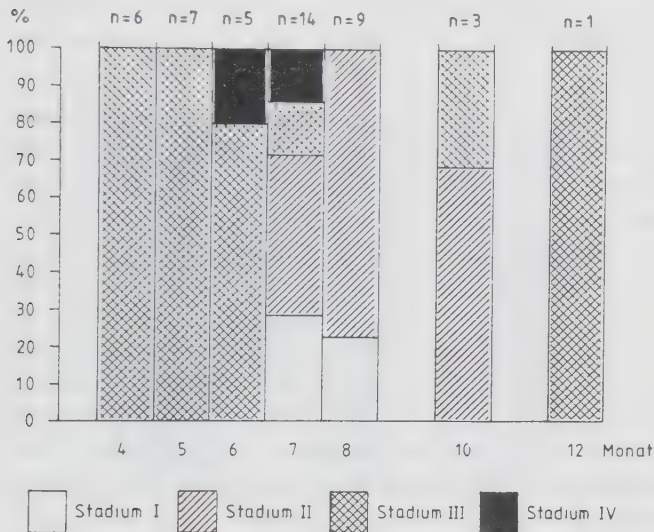
Der Ausführungsgang ist mit einem hochprismatischen Epithel, das Protoplasmafortsätze besitzt, ausgekleidet.

Pathologische Erscheinungen

Bei einem Barsch wurde eine Triaenophorus-Zyste auf dem Bauchfellüberzug des Hodens festgestellt; das Parenchym wurde dadurch nicht beeinträchtigt.

Bei einem weiteren Tier wurde ein einzelnes, kleines Epitheloidzellgranulom gefunden. Da weder Parasitenreste noch Bakterien vorlagen, läßt sich seine Genese nicht mehr feststellen.

Abb 13 Anteil (%) der Stadien I-IV pro Monat bei Barschen ♂



b. weibliche Tiere

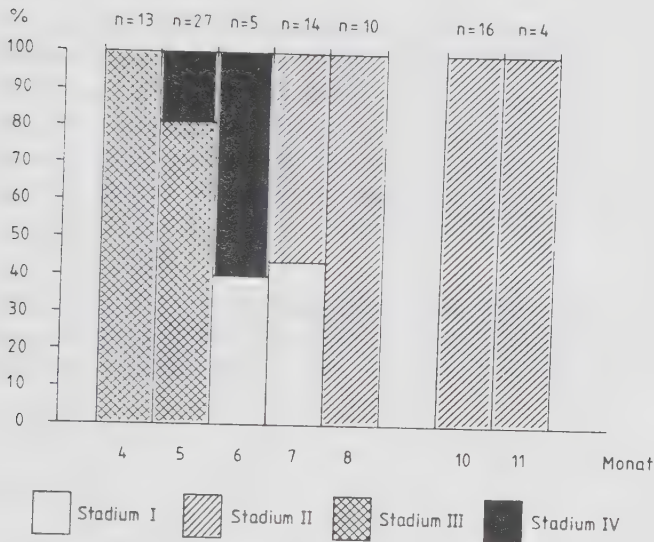
Die Eierstockswand ist beim Barsch besonders kräftig ausgebildet, ihre Dicke kann mehr als 1 mm betragen. Sie enthält neben Bindegewebszügen viel glatte Muskulatur, die auch in die Lamellen einstrahlt. Letztere sind von Keimepithel überzogen. Regional, ohne erkennbare Gesetzmäßigkeit, sind Zellen des Keimepithels in einer Weise "ausgestülpt", so daß sie ein hochprismatisches bis zottenartiges Aussehen erlangen, der Kern liegt dabei z.T. apikal. Oft sind solche Zellverbände den Oozyten außen so angelagert, daß der Eindruck entstehen könnte, es handle sich dabei um eine zusätzliche Eihülle. Häufig liegen auch Oogonien-Gruppen in unmittelbarer Nähe des modifizierten Keimepithels.

Die Keimzellen unterliegen den üblichen jahreszyklischen Veränderungen. Das Ruhestadium wird im Juni und Juli beobachtet. Wie bei den anderen Fischarten sind Oogonien und praevitellogene Oozyten sowie einzelne atretische Eizellen zu sehen, letztere sind manchmal granulomartig mit Epitheloidzellen und Bindegewebswall abgekapselt. Die Oozyten haben einen Durchmesser bis zu 0,2 mm und eine durchschnittliche Fläche von $0,018 \text{ mm}^2$ (maximal bis $0,049 \text{ mm}^2$).

Das Stadium II dauert von Juli bis November. Die Oozyten erreichen einen Durchmesser bis zu 0,78 mm (durchschnittlich 0,48 mm), ihre Fläche beträgt $0,16 \pm 0,08 \text{ mm}^2$. Im frühen Anbildungsstadium findet man gelegentlich eine bernsteinfarbene homogene Masse in geringen Mengen frei oder von flachen Zellen durchsetzt zwischen den Oozyten. Im späteren Stadium II ist zwischen den Oozyten eine eosinophile, stark PAS-positive Intercellularsubstanz zu sehen. Die Oozyten selbst sind mit acidophilen Dottergranula und Vakuolen gefüllt. Der Kern besteht aus einem eosinophilen Zentrum und einer strahlig ausgezogenen basophilen Randzone. Bei Anwendung einer Masson-Bindegewebsfärbung sind Kern und Dottergranula blutrot, die peripheren Vakuolen dagegen hellblau, praevitellogene Oozyten und Keimepithel auberginefarbig.

Reife Eizellen werden im April und Mai angetroffen. Sie unterscheiden sich in charakteristischer Weise von den Eizellen anderer Fischarten durch die sog. Gelatineschicht, eine 75-100 μm starke Zone, zwischen der ca. 10 μm dicken Zona radiata und dem Follikelsaum. Mit Hämalaun/Eosin läßt sich die Gelatineschicht kaum anfärben, es ist nur eine feine, eosinophile Radiärstruktur erkennbar. Bei Verwendung der Giemsa-Färbung stellt sich die Schicht intensiv lila dar, Dottergranula und Kern dagegen türkisfarben. Die Radiärzeichnung, vor allem aber Dotter und Zona radiata reagieren PAS positiv. Die Eizellen erreichen einen maximalen Durchmesser von 1,2 mm und eine Fläche von durchschnittlich 0,73, maximal 1,7 mm^2 . Die Ovarwand ist gedehnt. Der freie Anteil des Ovidukts ist mit einem hochprismatischen Epithel ausgekleidet. Etwa 20% der Barschweibchen befinden sich bereits im Mai im Stadium IV, im Juni sind alle abgeleicht. Die Ovarwand ist stark verdickt. Gefaltete Follikel, prae- und vereinzelt frühvitellogene Oozyten (durchschnittlicher Durchmesser 0,014 mm) sowie einzelne degenerierende Eizellen prägen wie auch bei den anderen Fischarten das Bild. Den Anteil der Stadien I-IV pro Monat zeigt Abbildung 14.

Abb 14 Anteil (%) der Stadien I-IV pro Monat bei Barschen ♀



Pathologische Erscheinungen

Bei 2 im April gefangenen, laichreifen Weibchen, bei denen makroskopisch eine Einschnürung oder Verschrumpelung des Ovars aufgefallen waren, wurden umfangreiche Degenerationserscheinungen beobachtet: Sämtliche zentral gelegenen Eizellen unterliegen "Auflösungserscheinungen" in einem fortgeschrittenen Stadium. Dabei zeigen sie Formverlust, Karyolyse und Durchmischung von Kern- und Plasmakomponenten. Unmassen von Makrophagen und Epitheloidzellen durchdringen

die zu einer undefinierbaren Masse verschmolzenen Zellbestandteile, unter der nur gelegentlich ehemalige Dotter- oder Eihüllenreste identifiziert werden können. Zahlreiche Granulome haben sich herausgebildet, und zwar jeweils um eine einzelne degenerierte Eizelle, was an einigen noch weniger stark geschädigten Zellen am Übergang zu den gesunden Eizellen in der Peripherie erkennbar ist.

Bei einem weiteren, im Juli gefangenen Weibchen im Stadium II, das makroskopisch unauffällig war, werden ebenfalls zahlreiche Granulome gefunden, jedoch gleichmäßig über die gesamte Ovarfläche verteilt. Es ist offensichtlich, daß das Tier nicht zum Abbluten gekommen ist und nun die Eizellen resorbiert werden. Ihre Reste sind jeweils von einer kräftigen Kapsel umgeben, innerhalb derer gelbes Pigment gebildet wird. Dazwischen befinden sich normale, frühvitellogene Oozyten.

Bei einem im Mai gefangenen, abgelaichten Tier wurden Blutungen am Eierstock festgestellt. Zahlreiche Erythrozyten und Makrophagen füllen die gefalteten Follikel und die gesamte Eierstockshöhle.

6. Rutte, Lota lota L.

6.1. Fische

Es wurden 46 Rutten untersucht, 28 waren männlich, 18 weiblich. Die Verteilung auf die Fangmonate zeigt Tabelle 1. Länge und Gewicht der Fische gehen aus Tabelle 15 hervor. Eine Altersbestimmung wurde nicht durchgeführt. Alle Tiere waren geschlechtsreif. Nach BAUCH (1953) werden Rutten im Alter von 3-4 Jahren, entsprechend einer Länge von mindestens 17 cm, fortpflanzungsfähig.

Tab.15: Längen- und Gewichtsverteilung der Rutten (n = 46)

	$\bar{x}$	s	min	max
Länge in cm	34,4	5,3	24	44
Gewicht in g	270,8	163,0	70,0	735,0

6.2. Gonaden

6.2.1. Meßwerte

a. männliche Tiere

Absolute und relative Länge der Hoden und ihr Gewicht sind Tabelle 16 zu entnehmen. Die durchschnittlichen GSI-Werte sind in Tabelle 17 aufgeführt.

Während der Frühlings- und Sommermonate beträgt die Gonadenlänge annähernd konstant 10% der Körperlänge, das Gonadengewicht liegt unter 1% des Körpergewichts. Im Oktober erfolgt zunächst ein leichter, im November -etwas vor der Laichzeit - ein hochgradiger Anstieg von Gonadengewicht und -länge. Die einzige im November gefangene Rutte hat den für einen männlichen Fisch extrem hohen GSI-Wert von 22,87.

b. weibliche Tiere

Die Eierstöcke der Rutte sind an ihrem hintersten Abschnitt miteinander verwachsen. Eine Trennung der beiden Hälften ist jedoch ohne stärkere Gewebszerstörung möglich, deshalb werden rechte und linke Seite getrennt aufgeführt. Klammert man die Werte eines im Mai gefangenen Weibchens aus, dessen Ovarien erheblich pathologisch verändert waren (siehe 6.2.3.), so sind die Durchschnittswerte für Gonadenlänge und -gewicht in den einzelnen Monaten annähernd konstant, lediglich im Oktober ist ähnlich wie bei den Männchen ein Anstieg festzustellen. Tabelle 16 zeigt absolute und relative Länge und Gewicht der Eierstöcke in den einzelnen Monaten, Tabelle 17 die durchschnittlichen GSI-Werte.

Tab.16: Durchschnittliche Meßwerte der Gonaden pro Monat, Rutten

		Apr	Mai	Juni	Juli	Okt	Nov
<u>männliche Tiere</u>	(n)	-	6	8	3	8	1
Gonadenlänge	li	-	2,9	3,6	3,5	4,6	10,0
absolut	re	-	3,5	3,9	3,3	5,3	9,5
Gonadenlänge	li	-	8,7	10,4	9,5	14,4	28,6
relativ	re	-	10,3	11,4	9,1	16,3	27,1
Gonadengewicht	li	-	1,03	1,37	0,67	4,64	32,50
	re	-	1,19	1,33	0,59	5,13	30,40
<u>weibliche Tiere</u>	(n)	1	4	2	4	5	-
Gonadenlänge	li	-	3,8	2,9	2,7	3,8	-
absolut	re	-	4,4	3,8	2,8	3,5	-
Gonadenlänge	li	-	10,1	9,3	7,7	12,5	-
relativ	re	-	12,0	12,3	7,9	11,7	-
Gonadengewicht	li	2,08	2,90	1,92	2,50	4,68	-
	re	2,08	3,50	2,81	1,59	3,84	

Tab.17: Durchschnittliche GSI-Werte pro Monat, Rutten

		Apr	Mai	Juni	Juli	Okt	Nov
durchschnittliche GSI ♂		-	0,85	0,72	0,41	4,27	22,87
	(n)	-	(5)	(8)	(3)	(8)	(1)
durchschnittliche GSI ♀		0,79	1,77	3,11	1,72	4,79	-
	(n)	(1)	(4)	(2)	(4)	(5)	-

6.2.2. Makroskopisches Aussehen

a. männliche Tiere

Die Hoden der Rutte liegen in ihrem Aussehen zwischen dem vom Barsch und denen der vorher genannten Fischarten. Linker und rechter Hoden sind an ihrem hinteren Ende bindegewebig verbunden, ein eigentlich unpaares Organstück ist jedoch nicht vorhanden, die beiden Teile lassen sich ohne Beschädigung des Parenchyms trennen. Die Hoden sind etwa spindelförmig, der Hilus verläuft medial und ist sehr tief eingeschnitten. Der Hodenquerschnitt ist dadurch annähernd herzförmig. Gelegentlich wird durch Einkerbungen eine Lappung wie beim Barsch angedeutet. Die Gonaden liegen im kaudalen Teil der Bauchhöhle und erstrecken sich auch in deren für die Dorschartigen typischen, hinter dem After gelegenen Abschnitt.

Der Ductus deferens ist nur wenige Millimeter lang, er verläßt die Hoden etwa einen Zentimeter vor ihrem kaudalen Pol und mündet in der direkt hinter dem After gelegenen Urogenitalöffnung.

Im Mai sind die Hoden ockerfarben oder beige und von fleischiger Konsistenz, im Juli sind sie hellgelb. Im Oktober nimmt ihr Umfang zu, die Konsistenz ist nach wie vor fest. Die Hoden sind jetzt blaß-rosa, wie Geflügelfleisch, oder elfenbeinfarbig. Im November reichen sie nach kranial bis zur Gabelung der Schwimmblase. Sie sind jetzt weiß, aber noch nicht milchig, ein Zeichen dafür, daß die Laichzeit noch nicht direkt bevorsteht.

b. weibliche Tiere

Die Eierstöcke der Rutte ähneln in ihrem Aussehen und Aufbau dem Eierstock des Barsches. Sie sind ebenfalls pflaumenförmig, jedoch paarig; ihre kaudalen Enden sind miteinander verwachsen. Ihre Trennung verursacht leichte Parenchymverletzungen. Die Eierstöcke liegen wie die Hoden kaudal in der Bauchhöhle, in engster Nachbarschaft zu Enddarm und Harnblase. Der Ovidukt ist nur wenige Millimeter lang und mündet in die Urogenitalöffnung.

Die Ovarien der Rutte sind wie die des Barsches von einer kräftigen Kapsel umgeben, von deren gesamter Innenfläche Lamellen entspringen, der intraovarielle Abschnitt des Eileiters verläuft somit zentral.

Die Lamellen sind kürzer, schmaler und unregelmäßiger angeordnet als beim Barsch.

Im Mai sind die Eierstöcke dottergelb, im Juni und Juli hellorange bis bräunlich, im Oktober weißlich. Ausgeprägte Größenveränderungen waren in den Untersuchungsmonaten nicht feststellbar.

Bei einzelnen Tieren sind die Eierstöcke sehr hart.

6.2.3. Mikroskopische Untersuchung

a. männliche Tiere

Wie das makroskopische Aussehen, so liegt auch der innere Aufbau der Hoden bei der Rutte zwischen dem vom Barsch und den anderen beschriebenen Fischarten.

In peripheren Hodenbezirken verlaufen die Tubuli zentripetal wie bei ersterem, in zentral gelegenen Hodenpartien dagegen gewunden wie bei letzteren. Das interstitielle Bindegewebsgerüst ist bei der Rutte sehr kräftig ausgebildet.

Rutten im Stadium I wurden im Juni und Juli gefangen. Spermatogonien und Sertolizellen liegen in Reihen in den Tubuli, gelegentlich finden sich in zentral gelegenen Hodenläppchen Restspermien und blasse degenerierte Zellen ähnlich wie beim Barsch. Im Vergleich zu den Spermatogonien aller bisher beschriebenen Fischarten haben die der Rutte kompaktere, dunklere Kerne und stärker anfärbbares Zytoplasma.

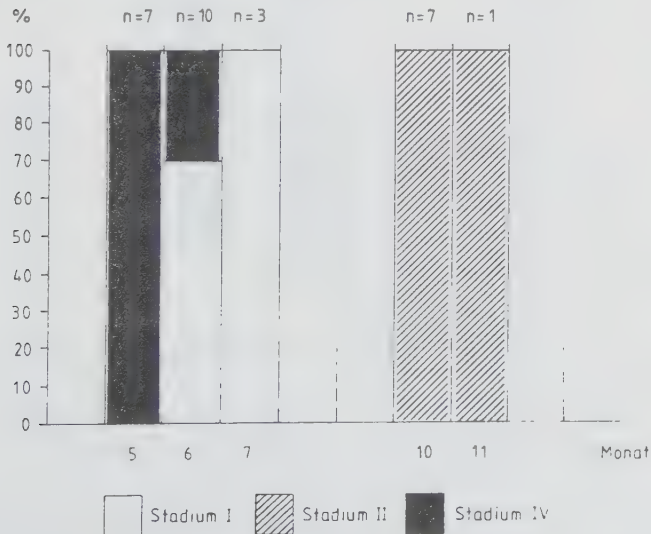
Das Anbildungsstadium wird im Oktober und November angetroffen. Bei den im Oktober gefangenen Tieren werden beinahe ausschließlich Spermatozyten I gefunden, nur gelegentlich Spermatogoniennester oder erste Grüppchen von Spermatozyten II. Im November finden sich auch größere Mengen von sekundären Spermatozyten, aber nur sehr vereinzelt Spermatiden oder Spermien. Die verschiedenen Zellarten liegen in deutlich voneinander getrennten Gruppen. Aus dem späteren Stadium II liegen keine Beobachtungen vor.

Auch wurden keine Tiere im Stadium III angetroffen, da die Rutten im Vorfrühling laichen, zu einem Zeitpunkt, zu dem keine Fische gefangen werden konnten, darüberhinaus waren die im März und April gefangenen Rutten weiblich. Lediglich ein Anfang Juni untersuchtes Männchen enthielt im rechten Hoden noch größere Spermienrestmengen, der linke war weitgehend entleert.

Abgelaichte Rutten wurden im Mai und Juni gefunden. Das Stadium IV erinnert an die Verhältnisse beim Barsch. Blasige Zellen liegen in den Tubuli und enthalten phagozytierte Restspermien. Die Zellen enthalten dreieckige Kerne, häufig sind sie jedoch auch degeneriert, dann sind die Kerne aufgelöst, die Zellgrenzen unklar. Teilweise füllen die blasigen Zellen die Lumina der Tubuli fast aus. Manchmal besteht zwischen den degenerierten Zellen und der Tubuluswand kein Kontakt mehr, die abgestorbenen Zellen werden (ins Lumen) abgestoben, darunter hat sich eine neue Generation von (Sertoli-)Zellen gebildet. Gelegentlich finden sich Makrophagen, aber kaum jemals Rundzellen wie bei den anderen Fischarten in den Tubuli. Manche Hodenläppchen sind von Spermatogonienketten gesäumt. Der Ausführungsgang ist mit iso- bis hochprismatischem Epithel ausgekleidet.

Den Anteil der Stadien I-IV in den Untersuchungsmonaten zeigt Abbildung 15.

Abb.15 Anteil (%) der Stadien I-IV pro Monat bei Rutten ♂



Pathologische Erscheinungen

Bei mehreren Rutten wurden Granulome in den Hoden festgestellt. Epitheloidzellen und Bindegewebe bilden teils kompakte Knötchen, teils sind sie um amorphe, rötliche Massen gruppiert. Der auslösende Faktor ist nicht mehr feststellbar. Bei einer Rutte im Stadium I wurde im lockeren Gewebe zwischen den Gefäßen des Hilus etwa ein Dutzend praevitellogene Oozyten gesehen, eine weitere befand sich im Hodenparenchym, jedoch ebenfalls in direkter Nähe des Ausführungsgangs, sie hatte als einzige einen Follikelzellsaum. Auch eine zweite Rutte im Stadium I enthielt 3 kleine praevitellogene Oozyten im Hodenparenchym.

b. weibliche Tiere

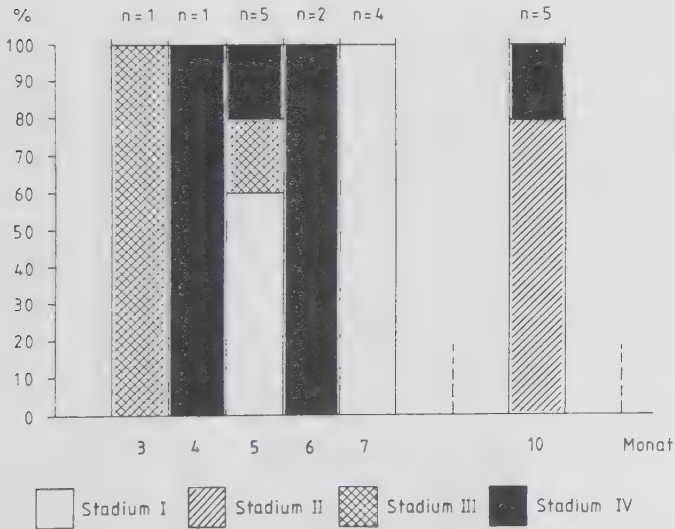
Der innere Aufbau der Ovarien entspricht weitgehend dem beim Barsch. Weibliche Tiere im Stadium I wurden im Mai und Juli angetroffen. Praevitellogene Oozyten und Reste einzelner, atretischer Eizellen, die z.T. bindegewebig abgekapselt sind, überziehen die Lamellen. Die Oozyten gleichen in ihrem Aussehen denen der bisher genannten Fischarten. Mit einem Durchmesser von $0,1 \pm 0,01$ mm und einer Fläche von maximal $0,015 \text{ mm}^2$ sind sie jedoch relativ klein.

Das Stadium II wurde im Oktober beobachtet. Die Oozyten befanden sich bei allen Tieren in einer frühen Phase der Dotterbildung. Während das basophile Zytoplasma zentral noch keine Dottereinschlüsse zeigt, bilden sich in der Peripherie Vakuolen, die entweder optisch leer sind oder eine eosinophile Substanz enthalten. Diese frühvitellogenen Oozyten haben einen Durchmesser von $0,28 \pm 0,03$ mm, ihre Fläche beträgt maximal $0,088 \text{ mm}^2$.

Bei je einem im März und Mai untersuchten Weibchen wurden reife Eizellen gefunden (Stadium III). Nur die im März gefangene Rutte schien jedoch laichbereit zu sein; die Ovarien der anderen zeigten massive Degenerationerscheinungen (siehe path.Befunde), nur wenige Eizellen wirkten "normal". Mit einem Durchmesser um $0,75$ mm sind die Eizellen der Rutten relativ klein, ihre Fläche beträgt bis zu $0,45 \text{ mm}^2$. Auch bei den reifen Eizellen ist das Zytoplasma noch basophil, es umgibt netzartig die eosinophilen Dottertropfen. Der Kern ist schwach eosinophil.

Das klassische Stadium IV der anderen Fischarten wurde nur bei einem Tier im April festgestellt, vier weitere Tiere (eins im Mai, zwei im Juni, eins im Oktober) zeigten ein Bild, das auch als Nachlaichstadium angesprochen werden könnte, eine Abgrenzung gegenüber dem Stadium I ist jedoch schwierig, zudem liegen klar pathologische Veränderungen vor. Praevitellogene Oozyten (Durchmesser bis 0,15mm) und einzelne kollabierte, bereits stark geschrumpfte Follikel bilden einen Saum in der Peripherie des Eierstocks, zentral finden sich degenerierte Eizellen. Die Verteilung der Stadien in den einzelnen Monaten stellt Abbildung 16 dar.

Abb. 16 Anteil (%) der Stadien I-IV pro Monat bei Ruten ♀



Pathologische Befunde

Generell sind bei der Rutte pathologische Erscheinungen am Eierstock häufig. Im vorliegenden Untersuchungsmaterial waren 50% der Tiere betroffen, von den 18 untersuchten weiblichen Ruten zeigten acht großflächige, eine lokalisierte degenerative Veränderungen. Bei letzterer befand sich am Kranialende des rechten Eierstocks ein gut abgesetztes, hartes Knötchen voll mit degenerierten Eizellen, deren Aussehen den unten beschriebenen gleicht, davon abgesehen wiesen beide Eierstöcke keine Besonderheiten auf. Die Ovarien der anderen acht Ruten ähneln teilweise den bei zwei Barschweibchen beschriebenen. Bereits beim Zerschneiden der Organe war die große Härte zentraler Organpartien und eine bernsteinartige oder braune Farbe sowie gelegentlich eine fast kristalline, an braunen Zucker erinnernde Konsistenz von Teilen des Eierstockgewebes aufgefallen. Histologisch findet man peripher in der Regel unveränderte, meist praevitellogene Oozyten (in einem Fall jedoch auch reife Eizellen), zentral dagegen eosinophile, schollige, oft wie zersplittert aussehende, stark doppelbrechende Reste reifer Eizellen, die z.T. verkalkt sind (Kossafärbung positiv). Kerne sind nicht erkennbar. Stets sind die degenerierten Zellen von einem massiven Wall aus hypertrophierten Follikelzellen, Epitheloidzellen und Bindegewebe abgekapselt.

Gelegentlich werden Makrophagen beobachtet, doch scheinen im allgemeinen kaum Resorptionsvorgänge abzulaufen, sondern nur eine Abgrenzung gegenüber dem gesunden Gewebe zu erfolgen.

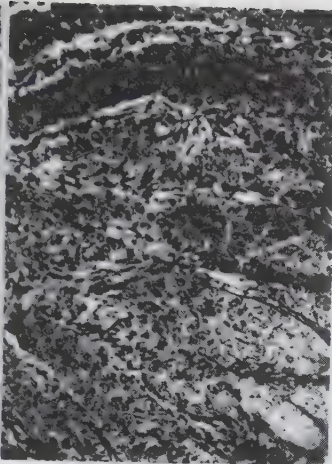
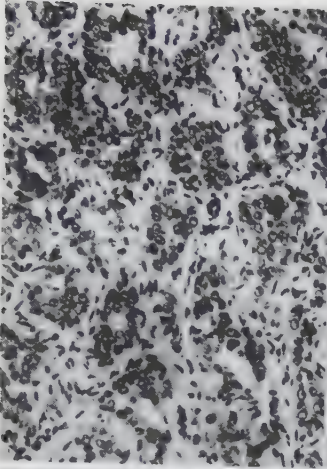


Abb. 17 a und b:
Hodenstadium I
li: Seesaibling,
unregelmäßiger
Verlauf der
Tubuli
re: Barsch,
deutliche Radiär-
struktur
Bouin-Fix. ,
H.E. x225

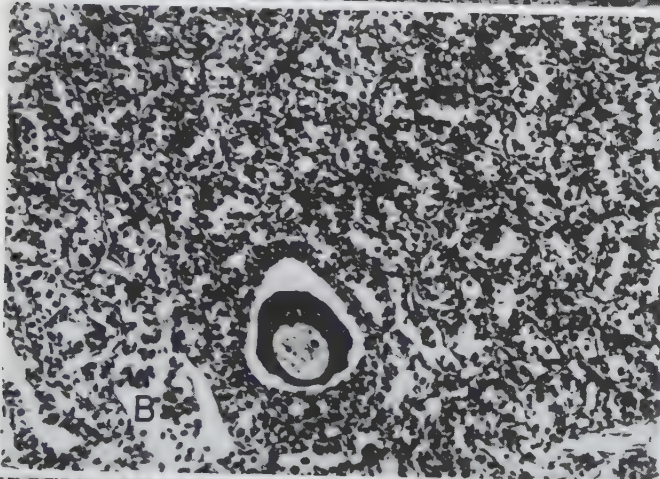


Abb 18:
Renke, ♂
Gonadenanomalie:
praevitellogene
Oozyte im
Hodenparenchym
(Stadium I)
Blutgefäß B
Formalin-Fix.,
H.E. x225

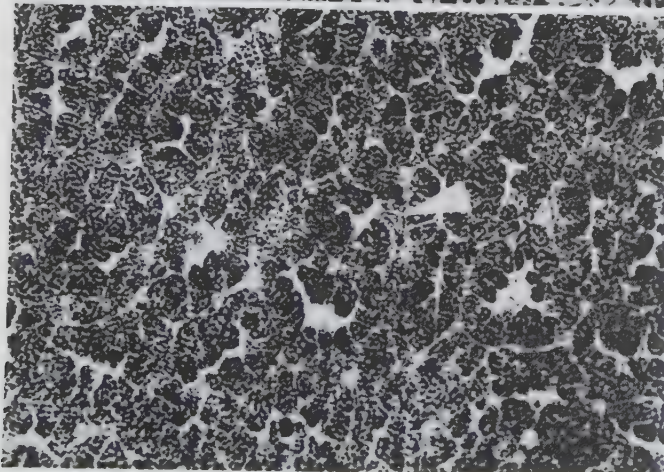


Abb. 19:
Rutte, ♂
Stadium II, früh:
Überwiegend
Spermatozyten I,
vereinzelt Sper-
matozyten II Δ
Bouin-Fix.,
H.E. x225

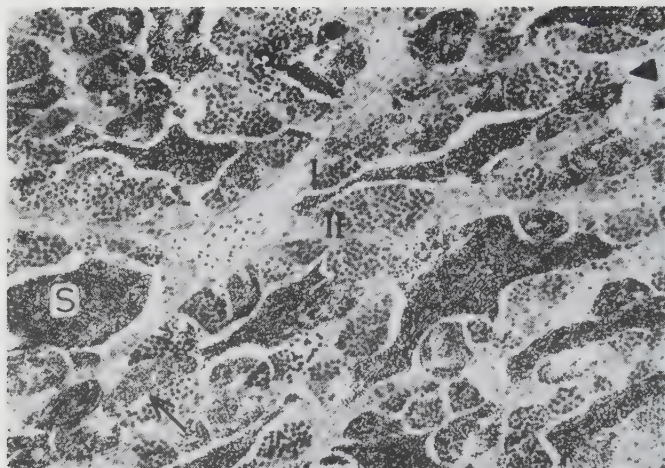


Abb. 20:
Elritze, ♂
Stadium II:
Spermatogonien ▲
Spermatocyten I
Spermatocyten II
Spermatiden ↑
Spermien S
Bouin-Fix.,
H.E. x225

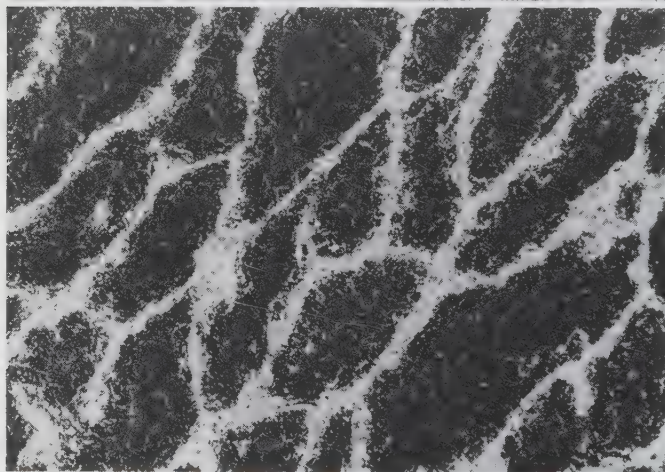


Abb. 21:
Seesaibling, ♂
Stadium III
Bouin-Fix.,
H.E. x225

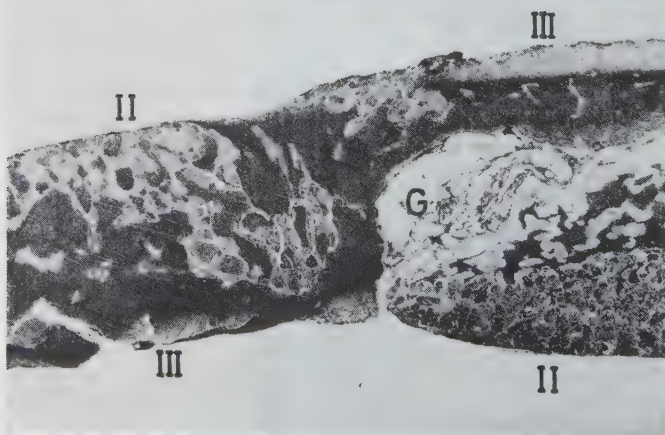


Abb. 22:
Elritze, ♂
Hoden längs-
geschnitten:
Hodenbezirke
im Stadium II
bzw. III
Gangsystem G
Bouin-Fix.,
H.E. x 36

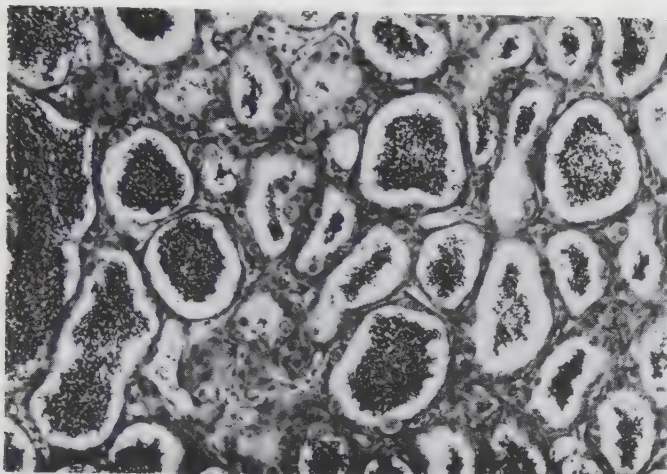


Abb. 23:
Hecht, ♂
Stadium IV:
Restspermien
in den Tubuli,
beginnende Sper-
matogonienver-
mehrung
Bouin-Fix.,
H.E. x225



Abb. 24:
Barsch, ♂
Stadium IV:
blasige Sertoli-
zellen mit
phagozytierten
Restspermien ↑,
weitere Spermien
im Tubuluslumen
Formalin-Fix.,
H.E. x225



Abb. 25:
Hecht, ♂:
Ductus semini-
ferus, hoch-
prismatisches
Epithel mit
Protoplasma-
fortsätzen
Bouin-Fix.,
H.E. x225

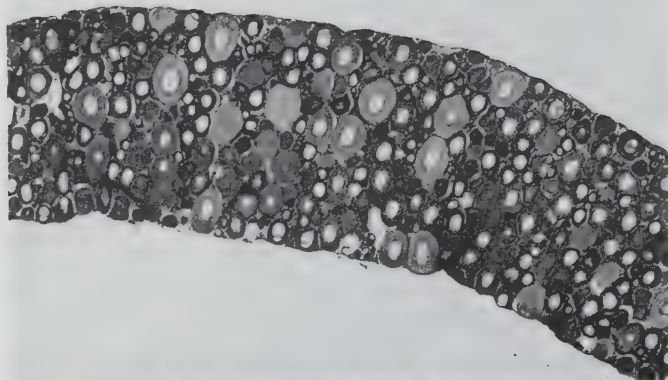


Abb. 26:
Renke, ♀
Stadium I
Bouin-Fix.,
H.E. x 45

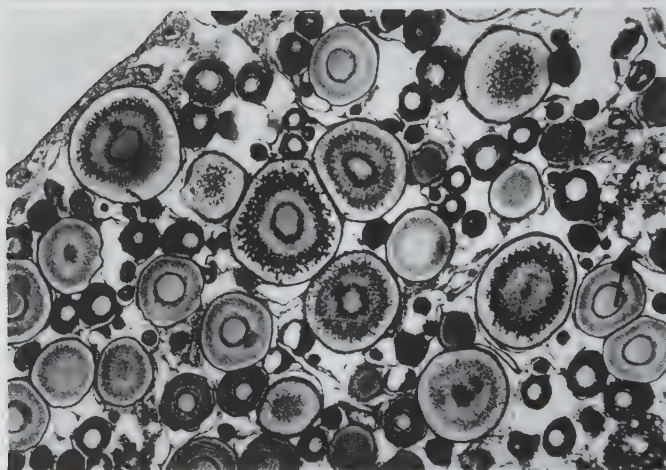


Abb. 27:
Renke, ♀
Stadium II:
atretische
Eizelle, weit-
gehend
resorbiert ↑
Bouin-Fix.,
H.E. x 45

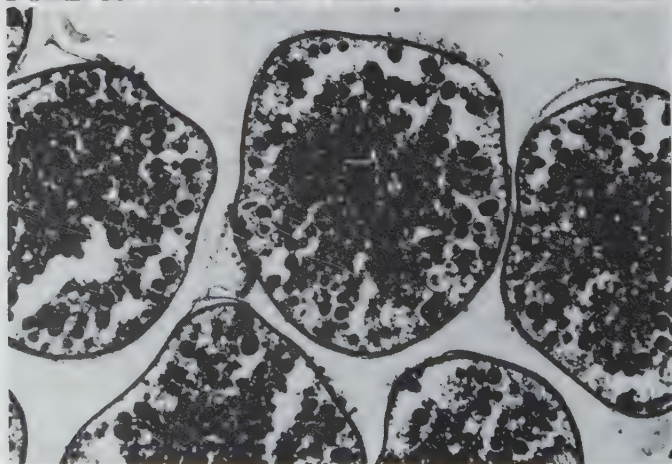


Abb. 28:
Renke, ♀
Stadium III
Formalin-Fix.,
H.E. x 45

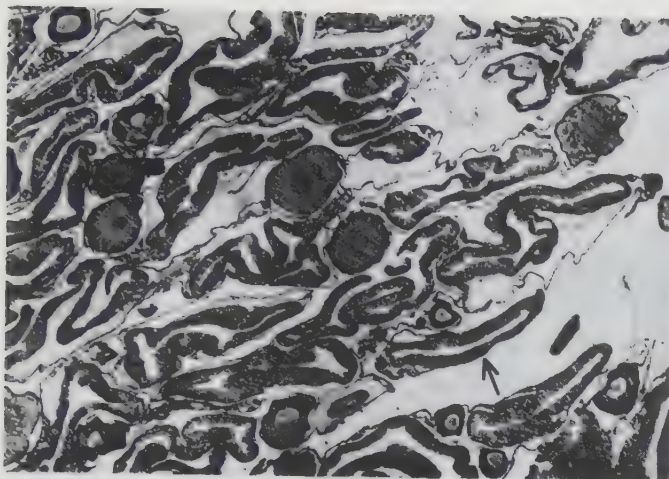


Abb. 29:
Renke, ♀
Stadium IV:
postovulatori-
sche Follikel ↑
Formalin-Fix.,
H.E. x 45

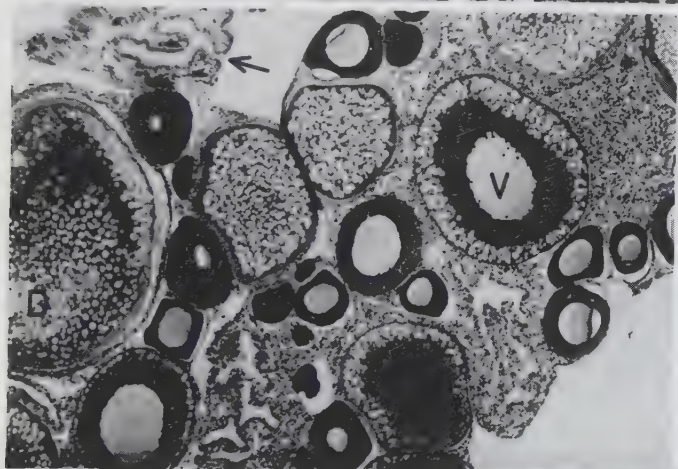


Abb. 30:
Elritze, ♀
Stadium II+IV:
postovulatori-
sche Follikel ↑,
vitellogene
Oocyte V,
degenerierende
Eizelle D
Bouin-Fix.,
H.E. x 90

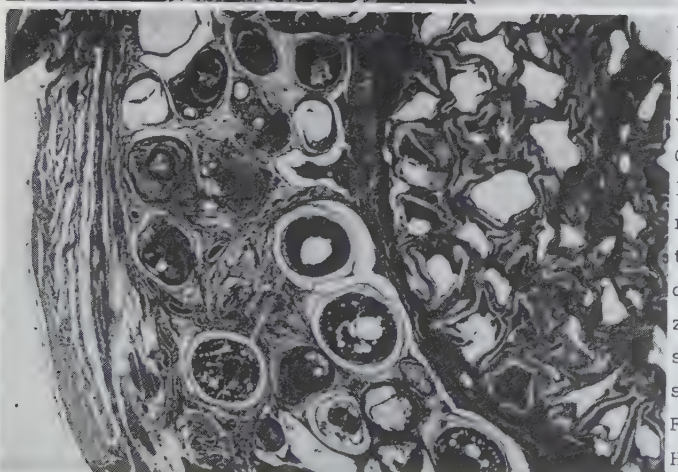


Abb. 31:
Barsch, ♀
pathologisch
verändertes
Ovar:
li: Ovarwand
re: degenerier-
tes Ovarzentrum,
dazwischen Ei-
zellen in unter-
schiedlichen Re-
sorptionsstadien
Formalin-Fix.,
H.E. x 14

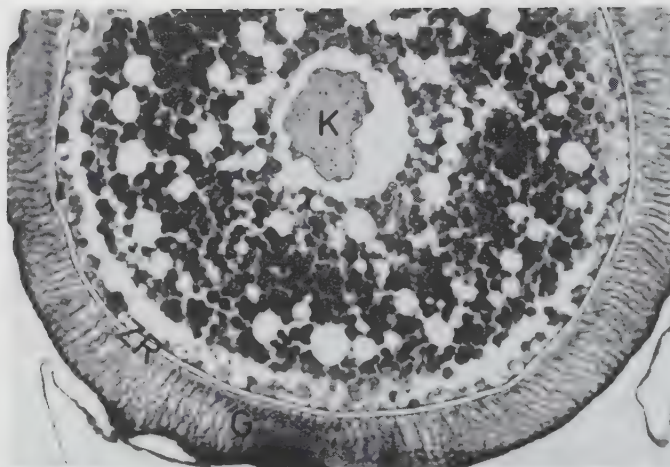


Abb. 32:
Barsch, ♀
Stadium III:
Gelatine-
schicht G,
Zona radiata ZR,
Kern K
Formalin-Fix.,
Giemsa x120

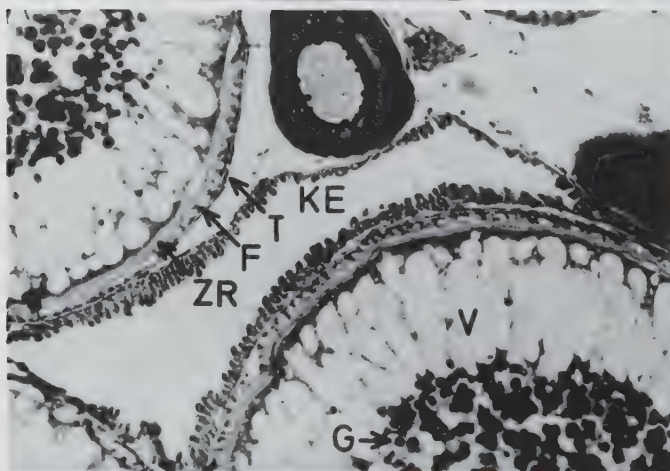


Abb. 33:
Barsch, ♀
Stadium II:
Zottenartiges
Keimepithel KE,
Thekazellen T,
Follikelzellen F,
Zona radiata ZR,
Dottervakuolen V
und -granula G
Formalin-Fix.,
H.E. x225

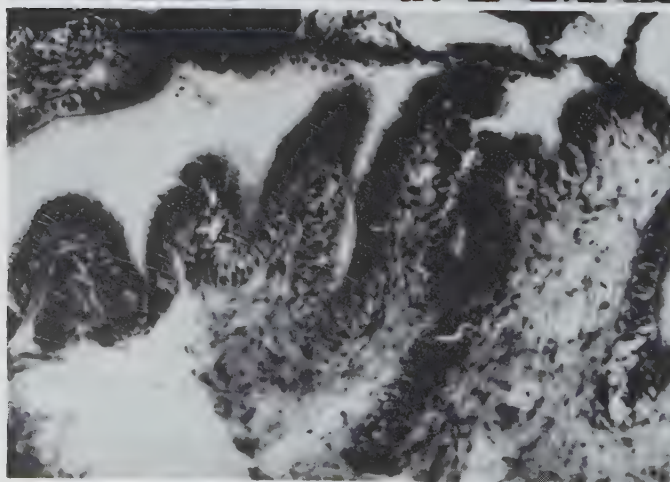


Abb. 34:
Hecht, ♀:
Eileiterepithel
mit Flimmer-
härchen
Formalin-Fix.,
H.E. x225

D. Besprechung der Ergebnisse und Diskussion

In der vorliegenden Arbeit wurde versucht, ein Bild vom Aussehen und der Entwicklung der Gonaden der Königsseefische im Verlauf des Jahres zu geben. Teilweise traten Widersprüche zu den Befunden anderer Autoren auf. Im folgenden sollen die Ergebnisse noch einmal zusammengefaßt dargestellt und mit anderen Arbeiten verglichen und diskutiert werden.

I. Makroskopisches Aussehen der Gonaden

Betrachtet man Form und Lage der Geschlechtsorgane der untersuchten Fischarten, so lassen sich zwei verschiedene Gruppen bilden: Bei der einen, bestehend aus Seesaibling, Renke, Hecht und Elritze, sind die Gonaden langgestreckte, schmale, in voller Länge voneinander getrennte Organe, die entweder das ganze Jahr über annähernd gleich lang sind oder im unreifen Zustand im kranialen oder mittleren Teil der Bauchhöhle liegen. Die Ausführungsgänge sind bei diesen Fischarten, soweit vorhanden, relativ lang, im Bereich der Gonaden verlaufen sie bei beiden Geschlechtern dorsomedial.

Eine interessante Variante stellt die Zweiteilung der beiden Hoden der Renke in ein Haupt- und Schwanzstück dar, die nur an im Herbst gefangenen Tieren zu erkennen ist. Eine Erklärung für die Zweiteilung war nicht zu finden. FULLER et al. (1976) scheinen dieses Phänomen bei *C. lavaretus* nicht beobachtet zu haben.

Bei der anderen Gruppe, zu der Barsch und Rutte zu rechnen sind, sind die Geschlechtsorgane kürzer, dafür rundlicher, in unterschiedlichem Grad miteinander verwachsen und im unreifen Zustand im kaudalen Abschnitt der Bauchhöhle gelegen. Die Ausführungsgänge verlaufen bei weiblichen Tieren zentral im Ovar, bei männlichen Tieren medial und tief in die Gonade eingebettet. Der freie Abschnitt ist nur wenige Millimeter lang. Im Gegensatz zur Ansicht von HARDER (1964) münden bei der Rutte sowohl Ovidukt wie auch Ductus deferens in der Urogenitalöffnung und nicht im Anus, wenn auch engste nachbarliche Beziehungen zwischen Enddarm und Kaudalende der Gonade bestehen.

Vergleicht man rechte und linke Gonade eines Fisches, so findet man meist leichte Größen- und Gewichtsunterschiede, doch läßt sich in-

nerhalb der gesamten Population keine Dominanz einer Seite erkennen. Nach KÖPPL (1955) und WONDRAK (1975) wäre eine etwas stärkere Ausbildung der linken Gonade zu erwarten. Weit auffälliger sind die Längen- und vor allem Gewichtsschwankungen, die im Laufe des Jahres zu beobachten sind. Bei weiblichen Tieren wird das Gonadengewicht höher als bei männlichen. Fischarten mit langen, schmalen Gonaden erreichen geringere GSI-Werte als solche mit rundlichen. Die maximalen GSI-Werte werden im allgemeinen etwas vor der Laichzeit erreicht. Bei weiblichen Tieren erfolgt der Abfall meist abrupt, bei männlichen Tieren mehr kontinuierlich.

Abweichend davon wurden bei Barschmännchen die höchsten durchschnittlichen GSI-Werte bereits im Oktober, ein halbes Jahr vor der Laichzeit erreicht. LE CREN (1951) findet ebenfalls höchste GSI-Werte für Barschmännchen im Oktober. TREASURER & HOLLIDAY (1981) beobachten maximale GSI-Werte für männliche Barsche sogar bereits im September, mit ca. 7% des Körpergewichts liegt das Gonadengewicht dabei jedoch deutlich unter dem von Königsseebarschen erreichten Durchschnittswert von über 12% des Körpergewichts.

Die Werte für weibliche Tiere liegen dagegen übereinstimmend bei durchschnittlich etwas über 20% direkt vor dem Ablaichen in allen drei Arbeiten.

Elritzenweibchen haben im Durchschnitt einen maximalen GSI-Wert von 17,5. TACK (1940) kommt für Elritzen im Sauerland zu etwas höheren Ergebnissen; er beobachtet jedoch bereits im Juni wieder ein stärkeres Absinken der Werte als dies bei den Königsseeefischen der Fall ist. Das prozentuale Gonadengewicht männlicher Elritzen beider Untersuchungen ist in etwa vergleichbar.

Für Seesaiblinge und Rutten beiderlei Geschlechts sowie für weibliche Hechte konnten keine Vergleichswerte gefunden werden. Der maximale GSI-Wert für männliche Königsseehechte liegt mit 2,6 (im April, n = 1) bzw. 2,2 (Durchschnitt von 5 Tieren im Stadium III) höher als der von WONDRAK (1975) angegebene Durchschnittswert von 1,4 für "reife Hoden".

Inwieweit die von FULLER et al. (1976) gemachten Beobachtungen an *Coregonus lavaretus* auf die Coregonen im Königssee übertragbar sind, ist fraglich. Die Befunde bei den männlichen Tieren sind ähnlich: hohe, annähernd konstante Werte ab September. Für die Weibchen fin-

den FULLER et al. (1976) maximale Werte erst im Dezember, aus dem Königssee stand in diesem Monat nur ein Wert zur Verfügung, so daß kein repräsentativer Vergleich möglich ist.

II. Mikroskopische Untersuchung der Gonaden

1. Gonadenaufbau

a. männliche Tiere

Die Hoden aller untersuchten Fischarten sind von einer kräftigen Kapsel umgeben; von ihr aus ziehen Septen ins Innere, die den Hoden in zahlreiche Tubuli unterteilen. Ähnlich wie beim makroskopischen Aussehen lassen sich zwei unterschiedliche Bausysteme erkennen. Beim Barsch verlaufen die Septen radiär, konvergierend zum Hilus, die Tubuli sind gerade. Nach BROCK (1878) trifft dieser Aufbau für alle Acanthopteren zu.

Bei den anderen Fischarten bilden die Septen ein schwammartiges Hohlraumssystem, die Tubuli sind gewunden, ihr Schnittbild ist unregelmäßig. Die Rutte nimmt eine Mittelstellung ein. In den Tubuli befinden sich die Keimzellen.

b. weibliche Tiere

Auch die Eierstöcke der untersuchten Fischarten sind von einer Kapsel umgeben. Sie ist bei Barsch, Rutte und Hecht kräftig und enthält glatte Muskelfasern, bei der Elritze ist sie dagegen äußerst dünn, bei Saibling und Renke zudem nicht vollständig geschlossen.

Bei allen untersuchten Fischarten entspringen Lamellen aus der Ovarwand - bei Barsch und Rutte vom gesamten Wandbereich, bei den anderen Fischarten nur von bestimmten Wandpartien. Die Lamellen sind mit Keimepithel überzogen. Bei Hecht und Elritze geht das Keimepithel dorsomedial, im lamellenfreien Raum, in das hochprismatische Eileiterepithel über.

Eine Besonderheit findet sich beim Barsch, hier bildet das Keimepithel regional hohe, zottenartige Zellverbände. Blutgefäße verlaufen an ihrer Basis, eine Basalmembran fehlt, so daß die Bezeichnung Epithel strenggenommen nicht korrekt ist. Teilweise haben die Zellen

nur an ihrer Grundfläche miteinander Kontakt. Sie enthalten große, blasse, oft apikal gelegene Kerne. MAYENNE (1927) vermutet, daß aus ihnen Oogonien entstehen. Dafür könnte sprechen, daß gelegentlich Oogoniennester in nächster Nähe zu den Zellen gefunden werden. Häufig sind die Zellen auch Oozyten angelagert und zwar in einer Weise, daß sie wie eine zusätzliche Eihülle wirken. MAS (1952) spricht sie fälschlicherweise als Theca externa an, worauf TREASURER & HOLLIDAY (1981) hinweisen. Diese Autoren halten die Zellverbände dagegen für Eileiterepithel. Da die Zellen die Lamellen aber als geschlossener Verband überziehen, wäre nicht zu erklären, wie reife Eizellen in den Eileiter gelangen sollten, ohne ihn zu zerstören. Vor allem aber unterscheidet sich der Keimzellverband in seinem ganzen Aussehen sowie der Gefäßhaltigkeit grundlegend vom hochprismatischen Eileiterepithel, wie es am Kaudalende des Ovars sichtbar ist. Welche Funktion diese Zellen nun wirklich haben, läßt sich nicht mit letzter Sicherheit sagen. Es ist nicht auszuschließen, daß sie sich in Oogonien umwandeln, wie es MAYENNE (1927) annimmt. Wahrscheinlicher ist jedoch, daß ihnen eine nutritive Funktion zukommt. Ihr Aussehen und die Tatsache, daß sie sich reifenden Oozyten auf weite Strecken dicht anlagern, spricht dafür.

2. Jahreszyklische Veränderungen

Alle in dieser Arbeit untersuchten Fischarten zeigen zyklische Veränderungen an den Gonaden, die unabhängig von der Tierart nach dem gleichen Schema ablaufen. Zunächst erfolgt bei beiden Geschlechtern eine Vermehrung der Zellen, aus denen in der nächsten Laichsaison reife Geschlechtsprodukte werden, nämlich der Spermatogonien bei männlichen Tieren, bzw. der praevitellogenen Oozyten bei weiblichen (Stadium I). Dann findet die Weiterentwicklung der Keimzellen, ihre Modifizierung und Reifung statt (Stadium II). Nach einiger Zeit ist dieser Vorgang abgeschlossen, die Keimzellen sind ausgereift und "warten" darauf ausgeschüttet zu werden (Stadium III). Schließlich wird der Großteil der Geschlechtsprodukte ausgeschieden, zurückgebliebene Keimzellen und Hilfsprodukte wie Follikelzellen oder modifizierte Sertolizellen werden abgeräumt, ein neuer Zyklus kann beginnen (Stadium IV).

Die einzelnen aufeinanderfolgenden Stadien sind im allgemeinen gut voneinander zu trennen, wenn sich auch stets Tiere finden, die erst am Beginn der Zugehörigkeit zu einem Stadium stehen und so als Bindeglied in der Entwicklung dienen können. Insbesondere der Übergang vom ersten zum zweiten Stadium erfolgt fließend. Die Dauer der Stadien kann je nach Fischart und Geschlecht leicht differieren.

2.1. Seesaibling

Vergleicht man die Stadienverteilung der männlichen und weiblichen Seesaiblinge miteinander, fällt das um einen Monat vorgezogene Einsetzen des Stadiums III bei den Weibchen auf. Doch setzt die Nachlaichzeit bei beiden Geschlechtern gleichzeitig ein, sieht man von den bereits erwähnten Weibchen ab, bei denen es zu keinem normalen Ablichten, sondern zur Degeneration des Laichs kommt. SCHINDLER (1936) findet dagegen im Königssee die männlichen Saiblinge vor den weiblichen reif, er beurteilt die Reife allerdings nur makroskopisch.

Laichreife Weibchen werden bis zum Oktober, laichreife Männchen bis zum November in größerer Zahl angetroffen. Im Dezember haben die meisten Tiere das Laichgeschäft beendet. Damit deckt sich die Laichzeit der Königsseesaiblinge mit dem von FABRICIUS (1953) angegebenen Zeitraum. Es ist anzunehmen, daß während der Wintermonate zunächst noch eine geringe Zunahme des Stadiums IV erfolgt, dann das Stadium I höhere Werte annimmt. Daneben wäre die Möglichkeit zu diskutieren, daß bei weiblichen Tieren das Stadium II direkt (ohne Zwischenschaltung des Stadium I) aus dem Stadium IV hervorgehen kann; das oft ähnliche Aussehen spricht dafür.

2.2. Renke

Auch bei den Renken werden die Weibchen früher laichreif als die Männchen. Der Zeitpunkt des Laicheintritts kann nicht mit Sicherheit angegeben werden, da nur ein männliches und zwei weibliche Tiere im Zeitraum der vermutlichen Laichperiode (Nov.-Dez.) gefangen wurden, von denen zudem das Männchen eben erst laichreif war, die Weibchen dagegen bereits abgelaicht waren. Geht man von ihnen aus, liegt die Laichzeit der Renken im Königssee so wie sie von LADIGES & VOGT (1965) angegeben wird.

2.3. Hecht

Bereits im Oktober, also ein halbes Jahr vor der nächsten Laichzeit, werden Hechte beiderlei Geschlechts im Stadium III angetroffen. HOFFMANN et al. (1980) finden das Stadium III bei männlichen Hechten erst im Dezember. Ob die Keimzellen zu diesem Zeitpunkt schon befruchtungsfähig sind oder ob noch eine funktionelle Ausreifung erfolgen muß, wie es auch WONDRAK (1975) diskutiert, läßt sich morphologisch nicht beurteilen. Im April waren 40% der Weibchen und 80% der Männchen noch nicht abgelaicht, hier liegt die Laichzeit spät in bzw. jenseits der von LADIGES & VOGT (1965) angegebenen Zeitspanne.

2.4. Elritze

Beobachtet man die Aufeinanderfolge der Gonadenstadien bei der Elritze, so fällt vor allem auf, daß sich abweichend von den anderen untersuchten Fischarten keine so klare Unterscheidung der einzelnen Stadien treffen läßt, wenn auch die Entwicklung der Keimzellen nach dem gleichen Schema abläuft. Grund für die unscharfen Stadiengrenzen ist das Laichverhalten der Elritzen. Die in dieser Arbeit erhobenen Befunde belegen eindeutig ein mehrmaliges Ablaichen mit zwischenzeitlichem Nachreifen von Keimzellen. Das deckt sich auch mit den Untersuchungen von PAPADOPOL & WEINBERGER (1975) an Elritzen und anderen Cypriniden. Auch GUPTA (1975) beschreibt beim Karpfen ein "partially spent ovary". FROST (1943) vertritt dagegen die Ansicht, daß bei Elritzen die Laichzeit des einzelnen Individuums kurz ist und nur verschiedene Tiere einer Population zu unterschiedlichen Zeiten ablaichen, wodurch die insgesamt lange Laichzeit zustande kommen soll. Im Königssee wurden laichreife Tiere von April bis Juni in größeren Mengen, im Juli vereinzelt angetroffen. Somit herrscht in diesem Fall eine annähernde Übereinstimmung mit der von LADIGES & VOGT (1965) angegebenen Laichsaison (April - Juni).

Auffällig ist ferner das merkwürdige Geschlechterverhältnis der Elritze - 87% der untersuchten Tiere waren weiblich. Im Mai und Juni ist das Verhältnis etwas ausgewogener, in dieser Zeit kommen 3 Weibchen auf ein Männchen. Hinweise auf eine Geschlechtsumwandlung, wie sie BULLOUGH (1940) vermutet, wurden nicht gefunden, was aber an der

geringen Tierzahl liegen könnte. FROST (1943) diskutiert daneben die Möglichkeit einer größeren Langlebigkeit der Weibchen. Möglicherweise fallen auch mehr Elritzenmännchen Räubern zum Opfer, da sie sich länger an den Laichplätzen aufhalten als Weibchen (FROST, 1943) und dabei ein Verhalten zeigen, das TACK (1940) als "Laichdummheit" bezeichnet; die Tiere sind so unvorsichtig, daß sie leicht mit der Hand zu fangen sind.

2.5. Barsch

Männliche Barsche im Stadium III wurden bereits ab Oktober, also reichlich ein halbes Jahr vor der Laichzeit und bis in den Juni hinein beobachtet, weibliche Barsche dagegen nur im April und Mai. Allerdings konnten in den Monaten Januar - März keine Fische gefangen werden, so daß nicht exakt zu bestimmen ist, wann der Eintritt der Laichreife erfolgt.

Die Mehrzahl der Fische war erst im Juni abgelaicht, somit liegt die Laichzeit für Barsche im Königssee sehr spät.

2.6. Rutte

Bei den Rutten kann der Laichzeitpunkt nur äußerst unsicher angegeben werden, da vor, während und nach der zu erwartenden Laichzeit nur wenig oder keine Rutten gefangen werden konnten.

Das einzige im November untersuchte Tier, ein Männchen, war noch weit davon entfernt, laichreif zu sein. Das nächste untersuchte Tier, ein Weibchen, wurde Ende März gefangen, es war im Stadium III. Die von April bis Juni gefangenen Rutten befanden sich (mit Ausnahme eines bereits erwähnten Weibchens mit erheblichen pathologischen Veränderungen der Ovarien) in den Stadien IV oder I. Die Fortpflanzung der Rutte im Königssee scheint demnach artgerecht im Spätwinter oder Vorfrühling zu erfolgen.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß der Ablauf der Gonadenentwicklung von Königsseefischen dem von Fischen anderer Biotope gleicht. Was den Laichzeitpunkt anbelangt, ist es offensichtlich, daß bei den Frühjahrslaichern Hecht und Barsch eine leichte Verschiebung eintritt, während bei den Winterlaichern und der im Frühsommer laichenden Elritze keine Beeinflussung feststellbar ist.

3. Ursprung und Schicksal der Keimzellen

a. männliche Tiere

Bei allen untersuchten Fischarten wurden ganzjährig Spermatogonien gefunden, die sich zu Beginn eines neuen Zyklus vermehren. Die gleiche Beobachtung machen HANN (1927), KULAEV (1927), HENDERSON (1962) und HOFFMANN et al. (1980). Hinweise auf eine Einwanderung von extratestikulär gelegenen Keimzellen, wie TURNER (1919) sie postuliert, wurden nicht gefunden.

Auch Sertolizellen sind ganzjährig zu finden. Bei Barsch und Rutte wandelt sich ihr Erscheinungsbild nach der Laichzeit ganz enorm. Die Zellen werden hochprismatisch, sie säumen epithelartig die Tubuli. Ihr Zytoplasma ist vakuolig, schaumig aufgetrieben, ihre Kerne sind teils dreieckig, teils undeutlich bis gar nicht erkennbar. Ob von den Zellen Hormone produziert werden, wie es HOFFMANN et al. (1980) für den Hecht diskutieren, läßt sich anhand dieser Arbeit nicht klären.

Gesichert ist dagegen ihre Fähigkeit, Spermien zu phagozytieren, wie es auch KULAEV (1927) beim Barsch, RODONI (1969) bei der Regenbogenforelle und RUBY & McMILLAN (1975) beim Stichling beschreiben.

Nach Ansicht KULAEVS (1927) wandeln sich die "vesikulösen Zellen" anschließend in Bindegewebszellen um. Die Ergebnisse dieser Untersuchung sprechen dagegen mehr für eine Degeneration und Abstoßung der Zellen und für ihren Ersatz durch neue Zellen.

Die völlige Regeneration dauert offensichtlich lange, in peripheren Tubuli findet man in der gleichen Zeit bereits rege spermatogenetische Aktivitäten.

Restspermien werden nicht nur von Sertolizellen, sondern auch von Makrophagen aufgenommen und abgebaut. RODONI (1969) diskutiert daneben auch ein langsames Abfließen von Spermien, die durch sich teilende Keimzellen für die nächste Laichsaison verdrängt werden.

b. weibliche Tiere

Oogonien entstehen aus dem Keimepithel, sie werden wie die Spermato gonien ganzjährig beobachtet. Reife, nicht ausgeschiedene Eizellen unterliegen degenerativen Veränderungen. Bei den meisten untersuchten Fischarten werden sie von hypertrophierenden Follikelzellen und einwandernden Makrophagen und Blutzellen abgebaut. Als erster Reduktionsschritt entstehen Ceroid-Makrophagenhäufchen, durch weitere Schrumpfung verschmilzt das Knötchen wieder mit dem Ovarstroma.

Bei Barsch und Rutte ist dagegen eine ausgeprägte Neigung zur Bildung von Granulomen um degenerierte Eizellen festzustellen. Ein starker Wall aus Epitheloid- und Bindegewebszellen wird aufgebaut, die weitere Resorption geht nur zögernd vonstatten.

4. Pathologische Befunde

a. männliche Tiere

Schließlich seien noch einige pathologische Erscheinungen angesprochen. Der auffälligste Befund war das gleichzeitige Auftreten von männlichen und weiblichen Keimzellen bei einer Renke sowie mehreren Hechten und Rutten. In keinem Fall wurde eine Beeinträchtigung des umliegenden Hodengewebes durch die Oozyten festgestellt, alle Oozyten waren unabhängig vom Abstand zur Laichzeit praevitellogen.

Bei einigen Fischarten wie Zackenbarschen (Serraniden) und Zahnkärpflingen sind Zwitterigkeit oder Geschlechtsumwandlungen physiologisch (HARDER, 1964). PLEHN (1924) und BULLOUGH (1940) berichten vom Auftreten von Hermaphroditen bei Fischarten, die üblicherweise getrennt geschlechtlich sind, dabei soll es sich überwiegend um ältere Tiere handeln.

HARDER (1964) beschreibt daneben das Vorkommen eines juvenilen Hermaphroditismus bei Stint und Lachs, Jungtiere sind weiblich, erst später entwickelt sich ein Geschlechtsverhältnis von 1:1. Zwei der in dieser Arbeit untersuchten, mit der Geschlechtsanomalie behafteten Hechte waren erst etwa 6 Monate alt. Es wäre durch weitere Untersuchungen abzuklären, ob das Auftreten juveniler Hermaphroditen beim Hecht häufig ist. Auffällig ist, daß stets nur männliche Tiere

mit einzelnen weiblichen Keimzellen, nie jedoch der umgekehrte Fall beobachtet wurde, was gegen eine sukzessive Geschlechtsumwandlung spricht.

Bei Seesaiblingen, Renken, Elritzen und Hechten wurden (insbesondere im Stadium II) Rundzellansammlungen in den Hodentubuli beobachtet, für die in der Literatur kein Äquivalent zu finden war. Häufig sind die Zellen in kugeligen Gebilden angeordnet, die den Eindruck erwecken, es handle sich um Teilungsprodukte einer Zelle. Das Aussehen der Zelle ähnelt Normoblasten (KRAFT & DÜRR, 1981) von Säugtieren oder Lymphozyten mit abnorm viel Zytoplasma. Ihr regelmäßiges Vorkommen läßt auf eine physiologische Funktion schließen, möglicherweise haben sie phagozytierende oder immunologisch bedeutsame Eigenschaften.

b. weibliche Tiere

Bei allen untersuchten Fischarten wurden gelegentlich Exemplare beobachtet, bei denen alle reifen Eizellen degeneriert waren. Bei Rutten führt dieses Geschehen häufig zu einer Verhärtung des Eierstocks, wie es PLEHN (1924) auch gelegentlich bei alten Cypriniden sieht.

Ursache für die Degeneration der Eizellen kann einerseits sein, daß das Tier nicht zum Abbläichen kam, andererseits können auch ungünstige Umweltbedingungen (Wassertemperatur, Tageslichtlänge, Sauerstoff- und Salzkonzentration) oder Stoffwechselstörungen zur Atresie von Eizellen führen (HIBIYA, 1982).

5. Schlußbemerkung

Zahlreiche Untersucher haben sich mit den Gonaden von Fischen, insbesondere den daran ablaufenden zyklischen Veränderungen befaßt, doch finden sich nur relativ wenig Berichte über Fische unserer heimischen Gewässer. Diese Arbeit befaßt sich nun mit Fischen aus dem Königssee, einem Gebirgssee, der aufgrund seiner Kälte und der durch Tiefe und ringsum aufragende Bergwände bedingten Verschattung vielleicht unwirtlich erscheint und wegen seiner Oligotrophie auch nur wenigen Fischarten Lebensmöglichkeiten bietet. Dabei handelt es

sich jedoch zum großen Teil um in ihrem Bestand gefährdete Arten, die auf solche noch intakten, schützenswerten Biotope angewiesen sind.

Der Sexualzyklus der hier untersuchten sechs Fischarten gleicht in seinem Ablauf dem von Fischen anderer geographischer Gebiete. Bei den frühjahrslaichenden Barschen und Hechten ist jedoch eine zeitliche Verschiebung der Laichzeit gegenüber der in anderen Gewässern zu beobachten, die überwiegend temperaturbedingt sein dürfte, aber auch von der Lichteinstrahlung abhängig sein könnte. Die Winterlaicher finden dagegen "gewohnte" Verhältnisse vor und laichen demgemäß "termingerecht".

E. Zusammenfassung

1. In der Literaturübersicht werden die im Königssee vorkommenden Fischarten beschrieben. Ein Überblick über bisherige Untersuchungen zur Morphologie der Teleosteergonaden wird gegeben.
2. In den eigenen Untersuchungen werden Körper- sowie Gonadenlänge und -gewicht (einschließlich der Gonadosomatischen Indices und der relativen Gonadenlänge) von insgesamt mehr als 500 Fischen der Species Seesaibling (*Salvelinus alpinus* L.), Renke (*Coregonus makrophthalmus*), Hecht (*Esox lucius* L.), Elritze (*Phoxinus phoxinus* L.), Barsch (*Perca fluviatilis* L.) und Rutte (*Lota lota* L.) bestimmt sowie das makroskopische Aussehen ihrer Gonaden beschrieben.
3. Bei der histologischen Untersuchung sind deutliche jahreszyklische Veränderungen der Gonaden zu erkennen. Ihre Entwicklung läßt sich bei beiden Geschlechtern in 4 Stadien einteilen:
 1. Ruhestadium: Im Stadium I findet man bei männlichen Tieren nur Spermatogonien und Sertolizellen in den Hodentubuli. Bei weiblichen Tieren sind Oogonien und praevitellogene Oozyten zu sehen.
 2. Anbildungsstadium: Im II. Stadium kann man bei männlichen Tieren eine rege Spermatogenese, bei weiblichen Tieren Oozytenwachstum und Dotterbildung beobachten.
 3. Reifestadium: Im Stadium III sind die Gonaden mit reifen Spermien bzw. Eizellen gefüllt.
 4. Nachlaichstadium: Im Stadium IV sind die reifen Geschlechtsprodukte zum großen Teil ausgeschieden, Restspermien bzw. atretische Eizellen werden allmählich resorbiert.
4. An pathologischen Veränderungen werden bei männlichen Tieren Hermaphroditismus, Orchitis und Granulombildung, bei den weiblichen Tieren Degeneration der Eizellen und Ovarverhärtung gefunden.
5. Die Ergebnisse werden mit der Literatur verglichen und diskutiert. Dabei wird dem Zeitpunkt des Laicheintritts besondere Aufmerksamkeit geschenkt.

F. Summary

Morphological examinations on the gonads of some fish species
in the Königssee

1. A review on fish species occurring in the Königssee and on the present knowledge on morphology of teleostean gonads is given.
2. More than 500 fish of the species arctic char (*Salvelinus alpinus* L.), whitefish (*Coregonus makrophthalmus* Nüsslin, 1882), pike (*Esox lucius* L.), minnow (*Phoxinus phoxinus* L.), perch (*Perca fluviatilis* L.) and burbot (*Lota lota* L.) were examined. Body and gonad weight and length were noted. Furthermore the gross morphology of gonads was described.
3. Histologically, four stages of gonad development were distinguishable in both sexes during the annual cycle:
 - I The stage of rest: Only spermatogonia and Sertoli cells are surrounding testicular tubules in males. Ovaries contain oogonia and previtellogenic oocytes.
 - II The stage of development: Spermatogenesis takes place in males, while oocyte growth and vitellogenesis are observed in females.
 - III The stage of maturity: The gonads are filled with spermia resp. mature ova, gametogenesis has been finished.
 - IV The stage of post-spawning: Most of the mature germ-cells have been expelled. Residual sperms resp. atretic ova are going to be resorbed.
4. The following pathological features are observed: hermaphroditism, orchitis and unspecific granulomes in males, degeneration of follicles and induration of the ovary in females.
5. The present findings are compared to results of other authors. Discrepances are discussed with special regard to the begin of spawning.

G. Literaturverzeichnis

- Al-Daham, N.K.; Bhatti, M.N. (1979): Annual changes in the ovarian activity of the freshwater teleost, *Barbus luteus* (Heckel) from Southern Iraq.
J. Fish. Biol. 14, 381-387
- Bauch, G. (1953): Die einheimischen Süßwasserfische.
Neumann Verlag, Radebeul und Berlin
- Beams, W.; Kessel, R.G. (1973): Oocyte structure and early vitellogenesis in the trout, *Salmo gairdneri*.
Amer. J. Anat. 136, 105-122
- Berg, L.S. (1958): System der receten und fossilen Fischartigen und Fische.
VEB Dtsch. Verlag d. Wissenschaften Berlin
- Bisht, J.S. (1974): Seasonal histological changes in the testes of a hill-stream teleost, *Schizothorax richardsonii* (Gray, Hard).
Acta anat. 88, 398-410
- Bless, R. (1978): Naturschutz aktuell Nr.2: Bestandsänderungen der Fischfauna in der BRD.
Kilda Verlag Greven
- Brock, J. (1878): Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische.
Morph. Jb. 4, 505-572
- Bullough, W.S. (1939): A Study of the Reproductive Cycle of the Minnow in Relation to the Environment.
Proc. Zool. Soc. London A, 109, 79-102
- Bullough, W.S. (1940): A study of sex reversal in the minnow (*Phoxinus laevis*, L.).
J. experim. Zool. 85, 475-501
- Le Cren, E.D. (1951): The Length-Weight Relationship and Seasonal Cycle in Gonad Weight and Condition in the Perch (*Perca fluviatilis*).
J. anim. Ecol. 20, 201-219
- Fabricius, E. (1953): Aquarium observations on the spawning behaviour of the arctic char, *Salvelinus alpinus*.
Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 34, 14-48
- Fabricius, E.; Gustafson, K.J. (1954): Further aquarium observations on the spawning behaviour of the char.
Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 35, 58-105

- Fabricius, E. (1954): Aquarium observations on the spawning behaviour of the burbot, *Lota vulgaris* L.
Ann. Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm 35, 51-57
- Fabricius, E.; Gustafson, K.J. (1958): Some new observations on the spawning behaviour of the pike, *Esox lucius* L.
Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 39, 23-54
- Fabricius, E.; Lindroth, A. (1954): Experimental observations on the spawning of the whitefish *Coregonus lavaretus* L. in the stream aquarium of the Hölle Laboratory at River Indalsälven.
Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 35, 105-112
- Flügel, H.J. (1967a): Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Hüllen der Oozyten und Eier des Flußbarsches *Perca fluviatilis*.
Z. Zellforsch. 77, 244-256
- Flügel, H.J. (1967b): Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Oozyten und Eiern einiger Knochenfische.
Zeitschr. Zellforschung 83, 82-116
- Frost, W.E. (1943): The natural history of the minnow *Phoxinus phoxinus*.
J. Anim. Ecol. 12, 139-162
- Fuller, J.D.; Scott, D.B.C.; Fraser, R. (1976): The reproductive cycle of *Coregonus lavaretus* (L.) in Loch Lomond, Scotland, in relation to seasonal changes in plasma cortisol concentration.
J. Fish. Biol. 9, 105-117
- Gresik, E.W.; Quirk, J.G.; Hamilton, J.B. (1973): Fine Structure of the Sertoli Cell of the Testis of the Teleost *Oryzias latipes*. General and comparative endocrinology 21, 341-352
- Gupta, S. (1975): The development of carp gonads in warm water aquaria.
J. Fish. Biol. 7, 775-782
- Guraya, S.S.; Kaur, R.; Saxena, P.K. (1975): Morphology of ovarian changes during the reproductive cycle of the fish, *Mystus tengara* (Ham.).
Acta anat. 91, 222-260
- Hann, H.W. (1927): The History of the Germ Cells of *Cottus bairdii* Girard.
J. Morphol. and Physiol. 43, 427-497

- Harder, W. (1964): Anatomie der Fische.
Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas, Hrsg. Demoll, R.
und Maier, H.N.
F.Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung Stuttgart 1964
- Henderson, Nancy E. (1962): The annual cycle in the testis of the
eastern brooktrout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill).
Canadian Journal of Zoology 40, 631-641
- Henderson, N.E. (1963): Influence of Light and Temperature on the
Reproductive Cycle of the Eastern Brook Trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitch.)
J. Fish. Res. Bd. Can. 20 (4), 859-897
- Hibiya, T. (1982): An Atlas of Fish Histology. Normal and Pathological Features.
G. Fischer Verlag Stuttgart - New York, 1. Auflage
- Hoffmann, R.; Wondrak, P.; Groth, W. (1980): Seasonal anatomical variations in the testes of the European pike, *Esox lucius* L.
J. Fish. Biol. 16, 475-482
- van de Hurk, R.; Peute, J. (1979): Cyclic Changes in the Ovary of the Rainbow Trout, *Salmo gairdneri*, with Special Reference to the Sites of Steroidogenesis.
Cell Tissue Res. 199, 289-306
- Jungersen, H.F.E. (1889): Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen.
Arbeiten aus dem Zool. Zoot. Inst. Würzburg 9, 89-215
- Köppl, E. (1955): Untersuchungen über die männlichen Fortpflanzungsorgane des Karpfens (*Cyprinus carpio* L.).
Zeitschrift f. Fischerei 53, 421-481
- Kraft, W.; Dürr, U.M. (1981): Kompendium der klinischen Laboratoriumsdiagnostik bei Hund, Katze und Pferd.
Verlag M. & H. Schaper, Hannover, 2. Auflage
- Krause, R. (1923): Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere in Einzeldarstellung. IV. Fische.
De Gruyter, Berlin - Leipzig
- Kulaev, S. (1927): Beobachtungen über die Veränderungen der Hoden des Flußbarsches (*Perca fluviatilis* L.) im Laufe des Jahres.
Russk. Zool. Zh. 7, 50-53 Moskau
- Kulaev, S. (1928): Keimzellen in den Samendrüsen des geschlechtsreifen Flußbarsches (*Perca fluviatilis* L.).
Rev. zool. russe 8, 126-138 Moskau

Ladiges, W.; Vogt, D. (1965): Die Süßwasserfische Europas.

Paul Parey Verlag Hamburg, Berlin

Lambert, J.G.D. (1970): The Ovary of the Guppy, *Poecilia reticulata*
The Atretic Follicle, a Corpus atreticum or a Corpus luteum
praeovulationis.

Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 107, 54-67

Lindroth, A. (1957): A study of the whitefish (*Coregonus*) of the
Sundsvall Bay District.

Ann. Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 38, 70-108

Lofts, B.; Marshall, A.J. (1957): Cyclical Changes in the Distri-
bution of the Testis Lipids of a Teleost Fish, *Esox lucius*.

Quart. J. Microsc. Science 98, 79-88

Mas, F. (1952): Contribution à l'Histologie de l'Oogénèse chez un
Téléostéen: *Perca fluviatilis* L.

Bulletin Soc. Zool. de France 77, 414-425

Mayenne, V.A. (1927): Beobachtungen über die Veränderungen des Eier-
stockes des Barsches (*Perca fluviatilis* L.).

Russk. Zool. Zh., 7 Vyp 4

Michel, G. (1972): Kompendium der Embryologie der Haustiere.

Gustav Fischer Verlag Stuttgart

Papadopol, M.; Weinberger, M. (1975): On the reproduction of *Phoxi-
nus phoxinus* (Linnaeus, 1758) (Pisces: Cyprinidae) with notes
on other aspects of its life history.

Vestník Československé společnosti zoologické 39 (1), 39-52

Plehn, Marianne (1924): Praktikum der Fischkrankheiten, in: Hand-
buch der Binnenfischerei Mitteleuropas Bd.I.

Hrsg. Demoll, R.; Maier, H.N.

Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung Stuttgart

Reichenbach-Klinke, H. (1969): Fischereibiologische Untersuchungen
an den Renken des Chiemsees und anderer oberbayrischer Seen.

Allg. Fisch. Zeit. 94, 84-85

Riehl, R. (1980): Feinbau, Entwicklung und Bedeutung der Eihüllen
bei Knochenfischen.

Der Fischwirt, Zeitschrift für Binnenfischerei vereinigt mit der
Allg. Fischereizeitung 30 (5), 33-36

Rodoni, Renata (1969): Etude histologique du cycle annuel du testi-
cule de truite-arc-en-ciel.

Travail de Diplôme, Genève

- Ruby, S.M.; McMillan, D.B. (1975): The Interstitial origin of Germinal Cells in the Testis of the Stickleback.
J. Morph. 145, 295-318
- Schindler, O. (1936): Zur Frage der Saiblingsfischerei im Königssee.
Allg. Fischerei-Zeitung, S.210-216
- Schindler, O. (1968): Unsere Süßwasserfische.
Kosmos Naturführer. Franckh'sche Verlagshandlung Stuttgart
- Scott, D.B.C. (1974): The Reproductive Cycle of *Mormyrus Kannume* Forsk. (Osteoglossomorpha, Mormyriiformes) in Lake Victoria Uganda.
J. Fish. Biol. 6, 447-454
- Siebeck, O. (1982): Der Königssee. Eine limnologische Projektstudie.
Nationalpark Berchtesgaden Forschungsberichte 5/1982
- v.Siebold, C.T. (1854): Über Band- und Blasenwürmer nebst einer Einleitung über die Entstehung der Eingeweidewürmer.
Leipzig, 115 pp.
- Shackley, S.E.; King, P.E. (1977): Oogenesis in a Marine Teleost, *Blennius pholis* L.
Cell Tiss. Res. 181, 105-128
- Tack, E. (1940): Die Ellritze (*Phoxinus laevis* Ag.), eine monographische Bearbeitung.
Arch. Hydrobiol., 37, 321-425
- Thomopoulos, A. (1953): Sur l'oeuf de *Perca fluviatilis* L.
Bulletin Soc. zool. France 78, 106-112
- Treasurer, J.W. (1981): Some aspects of the reproductive biology of perch, *Perca fluviatilis* L. Fecundity, maturation and spawning behaviour.
J. Fish. Biol. 18, 729-740
- Treasurer, J.W.; Holliday, F.G.T. (1981): Some aspects of the reproductive biology of perch, *Perca fluviatilis* L. A histological description of the reproductive cycle.
J. Fish. Biol. 18, 359-376
- Turner, C.L. (1919): The seasonal cycle in the spermary of the perch.
J. Morphol. 32, 681-711
- Vaupel, J. (1929): The spermatogenesis of *Lebistes reticulatus*.
Journal of Morphology and Physiology 47, 555-587
- Wondrak, P. (1975): Morphologische Untersuchungen am Hoden des Hechtes (*Esox lucius* L.).
Diss. agr. Techn. Universität München

An dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. Dr. R. Hoffmann für die Überlassung des Dissertationsthemas und für die jederzeit freundliche Unterstützung bei der Erstellung und Korrektur dieser Arbeit meinen herzlichen Dank aussprechen. Danken möchte ich auch allen Mitarbeitern des Instituts für Zoologie und Hydrobiologie der Universität München für ihre wertvolle Hilfe, insbesondere Frl. B. Klumpp für die Einweisung in die histologischen Arbeitsmethoden und Frl. I. Schulz-Harbrücker für die Ausarbeitung der Graphiken.

Dank schulde ich ferner Herrn Prof. Dr. Dr. K. Osterkorn für Beratung und Unterstützung bei der statistischen Auswertung.

Weiterhin danke ich Herrn M. Klein von der Bayer. Landesanstalt für Fischerei für die Unterlagen zur Altersbestimmung.

Mein besonderer Dank gilt der Nationalparkverwaltung Berchtesgaden, vor allem Herrn Dr. H. Zierl sowie Fischermeister Amort für die ständige Hilfe bei der Beschaffung von Untersuchungsmaterial.

Lebenslauf

Ich, Berta Maria Dorothea Meder, wurde am 28.3.1958 als drittes Kind des Oberstudiendirektors Dr. Anton Meder und seiner Ehefrau Liselotte, geb. Schäfer, in München geboren.

Ich bin römisch-katholisch, ledig und habe die deutsche Staatsbürgerschaft.

Von September 1964 bis Juli 1968 besuchte ich die Volksschule an der Südlichen Auffahrtsallee in München, von September 1968 bis Juni 1977 das neusprachliche Louise-Schröder-Gymnasium in München. Am 24.6.1977 erlangte ich die Allgemeine Hochschulreife.

Im Wintersemester 1977/78 begann ich das Studium der Tiermedizin an der Ludwig-Maximilians Universität München, das ich am 10.2.1983 mit dem Staatsexamen abschloß.

Die Approbation als Tierarzt wurde mir am 24.3.1983 erteilt.

